ZITTELIANA	1	91—133	München, 1. September 1969

Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen

Von
CHRISTOPH HEMLEBEN, Tübingen [1])

Mit 4 Abbildungen und Tafeln 6—18

Zusammenfassung

Mit dem Elektronen-Raster-Mikroskop wurden spinose planktonische Foraminiferen — besonders *Hastigerina pelagica* (D'ORB.), *Globigerinoides ruber* (D'ORB.) und *G. sacculifer* (BRADY) — untersucht, um auf dem Hintergrund des Modells von TOWE & CIFELLI (1967) die Kalzifikation des Gehäuses zu klären.

Der Bau einer Kammer beginnt mit dem „Aufspannen" einer Primärmembran, die entweder von wenigen, dreiflügeligen *(H. pelagica)* oder vielen rundlichen Stacheln (*G. ruber*, *G. sacculifer* u. a.) gestützt wird. Die Primärmembran bestimmt die Gestalt der Kammer und ihr Porenmuster. Zu ihrer Versteifung tragen Stützstacheln, umgeschlagener Mündungsrand und verschlossene Poren bei. Die Kalzifikation der Wand, vermutlich durch „aktiv-passive" Membranen epitaktisch kontrolliert, setzt gleichmäßig innerhalb und außerhalb auf der Primärmembran ein. Sie spart Poren aus und reicht genau bis an die Kammergrenze. So entsteht die bilamellare Gehäuse-Wand. Sie erreicht in der 1. Verkalkungsstufe eine Dicke bis zu 2 μ und zeigt im Querbruch nur „granuläre" Strukturen.

In der 2. Stufe folgt die Bildung von Porentrichtern und Stachelmanschetten („Stachelbasen") durch „Plattenkristall"-Wachstum (Basal-Pinakoid) mit der Hauptwachstumsfläche (0001). Schließlich entsteht das typische Waben-Relief der adulten Kammer. In dieser Stufe werden die innerhalb der neuen Kammer befindlichen Stacheln resorbiert, während auf der Außenseite neue Stacheln gebildet und vorhandene Stacheln verlängert werden. Der umgeschlagene Mündungsrand verwandelt sich durch Kalk-Auflagerung in einen Wulst. Die Auflagerung vollzieht sich wahrscheinlich in periodischen Abständen und läßt zahlreiche Kalklamellen entstehen, die durch Zwischenmembranen von der unterlagernden Schicht getrennt sind. Äußerer und innerer Lamellen-Komplex bleiben durch die Primärmembran gegeneinander abgegrenzt. Die Zwischenmembranen scheinen in Verbindung mit „Carbohydrasen" die Kalkausscheidung und die Anlage des artspezifischen Oberflächenmusters zu steuern.

Seltener folgt im Rahmen einer 3. Verkalkungsstufe die Bildung einer Kalzit-Kruste aus länglich-prismatischen Kristallaggregaten. Sie überwächst von älteren zu jüngeren Kammern an Dicke zunehmend alle Teile des Gehäuses und überdeckt die charakteristischen „Plattenkristall"-Strukturen. Hauptwachstumsflächen sind nun die $(10\bar{1}1)$ Flächen des Rhomboeders.

[1]) Dr. CHRISTOPH HEMLEBEN, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, 74 Tübingen, Sigwartstr. 10.

Summary

Scanning microscope studies of spinose planktonic foraminifera modify existing models of testal calcification.

A new chamber starts with a primary membrane which determines its shape as well as the pore pattern. This membrane is spread out between pre-existing spines and receives additional support from the back-folded apertural margin.

Subsequent calcification is probably controlled by "active-passive" membranes through epitaxy. In the initial stage a smooth calcite lining grows over the outer as well as the inner surface of the primary membrane, thus forming a bi-lamellar wall with "granular"-structure. Calcification leaves out pore spaces and stops at the boundary with previous chambers.

It is only in the second stage that the typical honeycomb structures and spine bases develop on the outside surface.

This second unit is subdivided by finer membranes that act as a passive matrix. At the same time calcification is discontinued and supporting spines are resorbed, inside the chamber.

While growth along (0001) faces has produced plate-like crystalites during the second stage, it takes place on the $(10\bar{1}1)$ rhombohedral faces in the third stage of calcification. The resulting "calcite crust" has a prismatic structure and a "drusy" crystalline surface.

INHALT

I. Einleitung

Die Tiergruppe Globigerinacea erregte seit vielen Jahrzehnten, nicht zuletzt durch ihre planktonische Lebensweise und weltweite Verbreitung, das besondere Interesse der Paläontologen. Einerseits wurden in vielen Publikationen phylogenetische Zusammenhänge, biostratigraphische Fragen, faunistische Korrelationen und taxonomische Probleme erörtert; anderseits erscheinen immer mehr Arbeiten über die Verbreitung und Ökologie der planktonischen Foraminiferen. Nahezu alle Untersuchungen stützen sich ausschließlich auf die Morphologie des paläontologisch allein überlieferten Gehäuses. Daher ist es außerordentlich wichtig, diese Hartteile an lebenden Arten zu studieren und ihr Zustandekommen und ihre Variabilität im Wechselspiel genetischer und ökologischer Faktoren zu verstehen. Nur wenn diese Beziehungen bekannt sind, können auch die fossilen Hartteile unter Berücksichtigung ihrer Feinstruktur und damit erst in ihrer vollen Aussagekraft zur Beantwortung taxonomischer, phylogenetisch-biostratigraphischer und zoogeographischer Fragen herangezogen werden.

Schon um die Mitte des letzten Jahrhunderts (Ehrenberg, 1854; Carpenter, 1856; Sorby, 1879; Ebner, 1887 u. a.) hat man versucht, die Kristallographie und Mineralogie kalkiger Foraminiferen-Gehäuse zu klären. Erst später aber ist durch Sollas (1912), Wood (1949), Hagn (1955) und Krasheninnikow (1956), besonders aber durch Smout (1954), Reiss (1957, 1958, 1963) und Loeblich & Tappan (1964) der eigentliche taxonomische Wert der Schalenstruktur erkannt worden. Besonders Smout und Reiss beschäftigten sich mit der Morphogenese perforater Foraminiferen-Gehäuse und ihrer Feinstruktur. Smout (1954) konnte zum erstenmal den lamellaren Gehäuseaufbau rotaliider Foraminiferen nachweisen. Aufgrund seiner und der Reiss'schen Untersuchungen kann man heute vier Grundtypen unterscheiden, nämlich den lageniden, monolamellaren, rotaliiden und bilamellaren Bautyp.

Zu der letzteren Gruppe, den Bilamellidea, gehören auch die Globigerinacea. Reiss (1957, S. 127) definiert die Bilamellidea folgendermaßen: "Pluriloculid, spirally arranged Foraminifera, the test of which is built of lamellae of radial calcite; chamber walls double, formed by an outer lamella, one per instar and covering the whole test, and by an inner one, lining each chamber and confined to it, partly coalescing with the outer lamella and adhering to a small extent only to the margins of the previous septum, which is primarily double; both parts of the chamber-wall partly perforate and partly imperforate; canal-system present; aperture well defined and primarily formed, single or accompanied by accessory apertures."

Die bilamellare Wandstruktur wurde von Lipps (1966), Premoli Silva (1966), McGawron (1968) u. a. bestätigt, aber von Autoren wie Blow (1969) und vor allem Hofker, sen. (1962) entschieden abgelehnt.

Die zitierten Untersuchungen wurden in der Regel mit dem Lichtmikroskop durchgeführt; Transmissions- und Raster-Elektronen-Mikroskop wurden nur zur Ergänzung herangezogen. Damit tauchen aber grundsätzliche Schwierigkeiten auf: Durch die verschiedene „Dimension" waren die Ergebnisse nicht mehr direkt vergleichbar. Deshalb gehen die Meinungen über die Ultrastruktur der Gehäusewand stark auseinander. Towe & Cifelli (1967) schlugen darum vor, die beschreibenden Begriffe „radial" und „granular" nur auf lichtmikroskopisch erfaßbare Phänomene zu beziehen. Sie entwarfen ein Kalzifikations-Modell für Foraminiferen, dessen Grundlage — licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen — die verschiedenen Kristallstrukturen und Dimensionen berücksichtigt. Dieses Modell "... assumes epitaxial calcification on an active-passive organic matrix resulting in a preferred orientation, its mode of formation being explained by epitaxy concept. The granular wall differs from the radial wall in that calcification takes place preferentially; most likely on a $(10\bar{1}1)$ rhombohedron face in the former and a basal (0001) face in the latter. Although this difference shows up dramatically in

M
Kl
Bm
oH

Abb. 1: Schematisierter Schnitt durch die letzte Kammerwand von *Rosalina floridana* (Cushman), einer monolamellaren Foraminifere (nach Angell 1967a). Die Kalzit-Lamelle (Kl) wird außen (M) und innen (Bm) von Membranen bedeckt. Durch die äußere Membran bleibt jede neue Kalk-Lamelle von der Unterlage getrennt. Unterhalb der Basalmembran (Bm) wird kein Kalk ausgeschieden, hier liegt eine dicke organische Haut (oH), die mit der organischen Füllung der Poren in Verbindung stehen soll.

Text-fig. 1: In the last chamber of the monolamellar species *Rosalina floridana* (schematic cross section after Angell 1967a), the calcite lamella (Kl) is covered on either side by an organic membrane. The outer one (M) becomes subsequently covered by new calcite lamellae separating each lamella from the next. The basal membrane (Bm) remains free from calcite on the inside but is covered by a thick organic lining (oH) which also covers the organic processes filling the pores.

polarized light the two wall types are of similar construction and it would appear relatively easy to derive one from the other . . ." (S. 742).

Im gleichen Jahr erschienen zwei Arbeiten von ANGELL (1967a, b) über die benthonische Foraminifere *Rosalina floridana.* ANGELL konnte das SMOUT'-REISS'sche Modell für diese Art an lebend fixierten Exemplaren bestätigen. Danach wird die Primär-Gehäusewand aus 5 Elementen aufgebaut (ANGELL 1967a, vgl. Abb. 1) [2]).

Den Vorgang der Kammer-Bildung konnte ANGELL in groben Zügen ebenfalls beobachten. Danach bildet *R. floridana* ihr kalkiges Gehäuse durch periodisches Hinzufügen neuer Kammern: "*R. floridana* begins to form a chamber by constructing an algal growth cyst which covers the dorsal side of the animal and is cemented to the substrate. The pseudopods that build the cyst coalesce to form a cytoplasmatic template or anlage on which the chamber walls will be secreted. Electron micrographs reveal the anlage cytoplasm to be a 'froth' of nearly empty vesicles which contain mitochondria, fibrillar material, and electron dense granules. The organic lining of the new chamber is secreted on the anlage by pseudopods extending thru it. After the organic lining is completed, cytoplasm from within the test flows into the forming chamber and forces the anlage cytoplasm out thru the new aperture. This 'frothy' anlage cytoplasm forms a sheath over the dorsal surface of the test; while it is in place, a layer of calcite is deposited on the walls of the new chamber and over the rest of the test. When calcification is completed, the sheath breaks up and is incorporated into newly formed pseudopods as the foraminifer gradually moves out of the growth cyst and begins normal feeding" (S. 566).

Diese Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit den Vorstellungen von TOWE & CIFELLI (1967) überein.

Die vorliegende Untersuchung ging u. a. von der Frage aus, inwiefern sich die zitierten Beobachtungen und Modelle auf die spinosen planktonischen Foraminiferen übertragen lassen. Anhand von lebendfixiertem Material — Züchtungen sind zur Zeit wohl noch nicht durchführbar — wurden an über 200 Exemplaren die verschiedenen Kammerbau-Stadien mit dem Elektronen-Raster-Mikroskop (ERM) untersucht. Rezentes Material wurde benutzt, um die ursprüngliche Gehäuse-Feinstruktur möglichst unverfälscht beobachten und vor allem um diagenetische Veränderungen — denen fossiles Material notgedrungen unterworfen ist — ausschließen zu können.

[2]) Dies Ergebnis stimmt im wesentlichen mit dem überein, was von LE CALVEZ (1938, 1947) und ARNOLD (1956) publiziert worden ist.

II. Technische Hinweise

Die untersuchten spinosen Globigerinacea stammen hauptsächlich aus der Sammlung des Lamont-Doherty Geological Observatory der Columbia University, New York, und wurden in Plankton-Netzen auf verschiedenen Fahrten der U. S. Forschungsschiffe „Vema", „Conrad", „Grace" und „Dana" gefangen (siehe Stationsliste). Zur Konservierung wurde 5%iges, mit Hexamethylentetramin gepuffertes Formalin oder Glutardehyd verwandt. Nach dreimaligem Auswaschen, zum Teil auch Ultraschallbehandlung, wurden die Exemplare auf „Stereoscan-Trägern" mit Leitsilber (Aurumal), Uhu oder Kunstharz (Akemi) aufgeklebt. Es wurde mit Gold, Aluminium, Gold-Palladium-Legierung oder einer Kombination mit Kohlenstoff, in der Regel zwischen 150 und 500 Å dick, bedampft [3]). Wie Testversuche zeigten, gingen selbst unter der relativ dicken Schicht von 500 Å Details der Ultra-Struktur nicht verloren. Bei zu dünner Bedampfungsschicht trat gewöhnlich Aufladung auf, so daß kein gutes Bild zustande kam. Das Bild selbst wurde in der Regel mit 100 sec. abgerastert und auf einen Adox-Kleinbildfilm (27/10 DIN) aufgenommen. Alle Exemplare wurden vom Autor selbst mit dem Stereoscan Elektronen-Raster-Mikroskop (ERM) der Cambridge-Instrument-Company untersucht. Artefakte, auf die Technik der Präparation oder des Stereoscan zurückgehend, sind bei den Abbildungen vermerkt, siehe HONJO & OKADA (1968) und BLOW (1969, S. 313—315

Zum Vergleich wurden einige Schliffe, die Dr. A. W. H. BÉ, Lamont, freundlicherweise zur Verfügung stellte, mit dem Phasenkontrast-Mikroskop untersucht. Außerdem ist ein reiches Transmissions-EM-Bildmaterial im Lamont-Doherty Geological Observatory, New York, durchgesehen worden.

Bei den untersuchten Arten handelt es sich um mehr oder weniger adulte Exemplare, deren letzte Kammer in verschiedenen Entwicklungsstadien vorliegt. Die Untersuchung stützt sich auf folgende Arten:

[3]) BLOW (1969) berichtet von einer Bedampfungsdicke von 25—45 Å. Derartig dünne Schichten konnten hier nie erreicht werden, da sich bei einem starken Porenrelief erst ab 150 Å eine zusammenhängende Schicht bildet. Wenn keine solche Schicht vorhanden ist, wird das Bild durch Aufladung gestört und ist nicht reproduzierbar. Bei fossilen Foraminiferen allerdings kann ganz kurzfristig ohne Bedampfung gearbeitet werden. Um aber Aufnahmen machen zu können, dürfte eine Schichtdicke von 25-45 Å nicht ausreichen.

	Abkürzung:
Hastigerina pelagica (d'Orbigny)	*H. pelagica*
Hastigerinella digitata (Rhumbler)	*H. digitata*
„*Orbulina*" *universa* (d'Orbigny)	*O. universa*
Globigerinoides conglobatus (Brady)	*G. conglobatus*
Globigerinoides ruber (d'Orbigny)	*G. ruber*
Globigerinoides sacculifer (Brady)	*G. sacculifer*
Globigerina bulloides (d'Orbigny)	*G. bulloides*
Globigerina quinqueloba (Natland)	*G. quinqueloba*
Globigerinella aequilateralis (Brady)	*G. aequilateralis*
Globoquadrina conglomerata (Schwager)	*G. conglomerata*

Die Arbeit trägt die Nr. 1370 des Tübinger Schriftenverzeichnisses des Geologisch-paläontologischen Institutes der Universität.

Die bei den Tafeln genannten Ziffern (N 3381/T 70 L/7/1040-fach) beziehen sich nacheinander auf:

Negativnummer, Trägernummer, Objektnummer und Vergrößerung.

An dieser Stelle möchte ich allen herzlich danken, die zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

Besonderer Dank gilt den Herren Prof. Dr. A. Seilacher, Dr. A. W. H. Bé (Lamont-Doherty Geological Observatory, Palisades, New York) und Dr. H. Gocht, die die Anregung zu dieser Arbeit gegeben und mich jederzeit tatkräftig unterstützt haben. Herrn Prof. Dr. A. Seilacher danke ich herzlich für seine stete Bereitschaft zu diskutieren, für seine fördernde Kritik im Verlauf der Arbeit und für die Hilfe bei der Übertragung ins Englische. Herr Dr. A. W. H. Bé führte mich in die Problematik der planktonischen Foraminiferen ein und ermöglichte es mir, das notwendige Material zu erhalten.

Herr Dr. H. Gocht und Herr F. Springer halfen bei der Ausführung der Zeichnungen; Frau Himmel fertigte die Reinschrift an. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. F. Westphal für kritische Durchsicht des Manuskripts, den Herren Dr. J. Neugebauer, Dr. D. Schumann, cand. geol. G. Möller, cand. geol. H. Dietrich und stud. geol. C.-D. Jung für zahlreiche Diskussionen und Ratschläge.

Nicht zuletzt trug Herr Dipl. Phys. J.-P. Martin zum Gelingen der Arbeit bei, indem er das Elektronen-Raster-Mikroskop immer im besten Zustand hielt.

Fräulein M. Liebl, Herrn H. Scholz und besonders Herrn W. Wetzel möchte ich für die Aufarbeitung des umfangreichen Film-Materials danken.

III. Kalzifikations-Prozeß

Hartteile werden in biologisch gesteuerten Systemen gewöhnlich unter Mitwirkung organischer Substanzen (Membranen oder Makromolekülen) ausgeschieden. Nach Towe & Cifelli (1967, S. 745ff, dort auch weitere Literatur) kann dieser Ausscheidungsprozeß auf dreierlei Weise vor sich gehen.

1. Ausscheidung von Mineralsubstanzen auf einer organischen Matrix.
2. Niederschlag in einem abgeschlossenen organischen Raum.
3. Ausfällung und Wachstum in einem organischen Makromolekül.

Wahrscheinlich sind diese drei Ausscheidungsmodi in der Natur nicht so scharf getrennt, zumal der Mineralisierungsprozeß sich bestimmt nicht in direkter Berührung mit dem Seewasser vollzieht. Ein durch Membranen abgeschirmter Raum und eine die Kalzifikation steuernde Matrize ist im Falle der planktonischen Foraminiferen sehr wahrscheinlich.

Towe & Cifelli (1967, S. 746) sehen die Kalzifikation des Foraminiferen-Gehäuses folgendermaßen:

"The calcareous Foraminifera as acellular organisms are probably provided with some uniquely functioning organelles which secrete an organic matrix prior to calcification. This organic matrix is postulated to consist of two different materials which we prefer to designate as active and passive with respect to calcification. The active substance is a protein which Moss (1964) refers to as an 'organized or oriented phase'. The passive material (unorganized 'ground substance' of Moss) is most likely a polysaccharide, possibly chitinous or chitin-like. These two phases which can occur in varying proprotions constitute the calcifiable matrix. The passive carbohydrate provides form and shape of the test wall while the active protein forms the epitaxial template for crystal nucleation and development. The particular steric configuration of polypeptide chains in the active matrix is such that the chemical or crystal chemical arrangement is related to some important feature of the crystal structure of calcite. This active-passive framework of given shape is provided with a solution of appropriate ionic concentration from which 'seed' crystals are deposited in register with the steric configuration dictated by the protein. It is possible, as suggested by Hare (1963) for the molluscs, that certain positively and negatively charged protein side groups could attract Ca^{++} and CO^{--}, thus providing the appropriate initial ionic concentrations to nucleate the inorganic phase."

Goreau (1961) kommt auf Grund physiologischer Untersuchungen an Korallenskeletten zu einem ähnlichen Ergebnis. Auch hier werden „Ca^{++}-Ionen von einer mukopolysaccharidartigen" (S. 38) Substanz adsorbiert, die einen Teil der organischen Matrix ausmacht und als Schablone wirkt, auf der die ersten Kristallkeime angelegt werden. Diese Ca^{++}-Ionen verbinden sich dann mit Hydrogenkarbonat, das aus dem Stoffwechsel des Tieres stammt, und bilden Karbonat auf dem Umweg über Kalziumbikarbonat.

Ähnlich könnte die Kalzifikation der Kammern bei den planktonischen Foraminiferen ablaufen.

Durch die Bildung einer Primärmembran, durch Verschmelzung von Pseudopodien oder andere cytoplasmatische Flächen-Absonderung entstanden, wird eine Matrize (template) geschaffen, die einerseits eine gewisse Grund-Morphologie (Kammerform, Porenverteilung, Mündung u. a.) vorgibt, andererseits aber ein epitaxiales Kristallwachstum auslösen soll.

Die vorliegende Untersuchung soll mit Hilfe von ERM-Aufnahmen einige Schritte dieses Prozesses aufzeigen.

IV. Frühstadien der Kammer-Entwicklung bei Hastigerina pelagica (d'Orbigny)

Diese für subtropische und tropische Meere charakteristische Art fällt in Planktonproben oder auch in Bodenproben sofort auf, weil sie einerseits bis in adulte Stadien sehr dünnschalig bleibt, und zum anderen nur wenige, dafür aber sehr große und lange, dreiflügelige Stacheln entwickelt (Taf. 1—2). Diesen Stacheln fällt im Laufe der Morphogenese wahrscheinlich eine entscheidende Funktion zu, nämlich als Stützpfeiler für die organische Primärmembran einer neu angelegten Kammer. Diese Membran bestimmt die Gestalt der neuen Kammer. Sie dient zugleich als Matrize (von Towe & Cifelli, 1967, als „passive matrix" bezeichnet) für morphologische Einzelheiten wie Porenverteilung und Stachelpositionen (s. S. 102). Auf welche Weise diese Membran vom Zellkörper gebildet wird, kann nur am lebenden Tier beobachtet werden (siehe Le Calvez, 1938; Angell 1967a).

Im Falle der hier untersuchten Arten könnte diese Primärmembran aber auch eine cytoplasmatische Ausscheidung sein, die sich blasenartig aufbläht und dabei ihre mathematisch gerundete Wölbung erhalten hat.

Die Figuren der Tafel 1 zeigen eine Kammerwand, auf welcher der Mineralisierungsprozeß gerade begonnen hat. Die neue Wand ist noch nicht bruchfähig, sondern hängt nach Art einer Zeltplane durch (sie tat dies schon im Konservierungsmittel) und erscheint gegen einen in der Nähe des Mündungsrandes gelegenen Stachel hin gerafft. Zwischen den Kalzitkeimen war also noch eine geringfügige Biegung möglich.

Die Stützfunktion der Stacheln wird im übrigen durch kleine Widerhaken verdeutlicht (Taf. 7, Fig. 2—3, 5—7). Diese Haken — bereits von Rhumbler 1911 beobachtet — sind sekundär auf die kantengerundeten Flügel der Stacheln aufgesetzt (Taf. 7, Fig. 5—6) und verschwinden in einem späteren Stadium. So treten sie gehäuft in dem Niveau des Stachels auf, in dem der Kontakt mit der neuen Kammer zu erwarten ist. Im stärker vergrößerten ERM-Photo (Taf. 7, Fig. 5) umfaßt eine Basis aus grobkörnigem Kalzit die glatte Stachelkante und läuft zum Stachelende vergent in einen kleinen Doppelhaken aus. Diese Haken sind am Ende ebenfalls glatt und spitz, besonders in der Nähe einer bereits gebildeten bzw. einer potentiellen neuen Kammer. Entlang einer Stachelkante stehen die Dornen mit ungleichem Abstand und gegenüber den Nachbarkanten versetzt.

Die neue Kammer erhält eine zusätzliche Stütze durch den Mündungsrand; dieser ist nach rückwärts umgeschlagen und bildet damit einen versteiften Mündungsbogen. Die umgeschlagene Primärmembran erscheint bei sehr jungen Kammern außen wie abgerissen (Taf. 6, Fig. 4). In dieser „Abreiß-Struktur" liegt vielleicht ein Schlüssel zur Entstehung der Mündungsöffnung: Vielleicht kann man sich die Entstehung der Mündung so vorstellen, daß die blasenförmige Primärmembran an einer vorgezeichneten Linie aufgerissen ist und die freie Reißkante sich nach außen zurückbog.

Weiter hat die neue Kammer noch eine gewisse Festigkeit dadurch, daß die meisten Poren durch die Primärmembran zunächst noch vollkommen verschlossen sind und später nur sehr langsam aufreißen. Dieser Öffnungsprozeß vollzieht sich nicht gleichzeitig über die ganze Kammer; jedoch ist häufig zu beobachten, daß einzelne Bezirke sich dabei einheitlich verhalten. Das Öffnen der einzelnen Pore beginnt damit, daß zuerst eine oder mehrere „Kleinst-Poren" entstehen, ehe das ganze Lumen aufreißt. Oft hängen dann noch Membran-„Fetzen" am Porenrand. Etwa gleichzeitig setzt lamellenartig die Kalkausscheidung um die Stacheln herum ein. Sie kann sich zunächst auch auf die ungeöffneten Poren ausdehnen (Taf. 13, Fig. 3). Dann wird der Poren-Umriß nach dem Aufreißen häufig sehr unregelmäßig. Bei *H. pelagica* bleibt dieser Zustand meistens erhalten (Taf. 7, Fig. 2) vielleicht im Zusammenhang damit, daß diese Art nur eine sehr dünne Schale ausbildet.

Die neue Kammer selbst trifft mehr oder weniger senkrecht auf die früheren Kammern (Taf. 8, Fig. 3, 5). Der Zwickel zwischen alter und neuer Kammer kann mit fortschreitender Verkalkung ausgefüllt werden; oft ist dies aber nicht der Fall. Wie Aufnahmen (Taf. 8, Fig. 5) von *Hastigerinella digitata* zeigen, treffen die beiden Kammerwände hier diskordant aufeinander. Die Kalkausscheidung hält sich also genau an die vorgegebene Matrize, deren Wirkung an der Kammergrenze aufhört.

Ist die Kammerwand so steif, daß sie sich nicht mehr durchbiegt, so werden auch neue Stacheln an-

gelegt. Um das untere Ende durchspießender ebenso wie neu angelegter Stacheln legt sich eine Kalkmanschette und gibt ihnen Halt.

Bei *H. digitata* allerdings sind die neuangelegten Stacheln direkt auf die perforate Wand aufgesetzt. Zieht man sie aus ihrer Manschetten-Umhüllung heraus, so kommt am Boden die normale perforierte Wand zum Vorschein (Taf. 8, Fig. 4).

V. Ausbau der Kammerwand bei Globigerinoides ruber (d'Orbigny) und Globigerinoides sacculifer (Brady).

Während bei *Hastigerina pelagica* der weitere Ausbau der Kammerwand ohne stärkere Modifikation verläuft, lassen sich die morphologischen Möglichkeiten besser bei *G. ruber* und *G. sacculifer* zeigen. Zur Ergänzung wurden außerdem „*Orbulina*“ *universa*, *Globigerinoides conglobatus* und *Globigerinella aequilateralis* hinzugezogen. In den durchgesehenen Plankton-Fängen sind alle fünf Arten recht häufig.

In ERM-Aufnahmen (Taf. 9, Fig. 1) erscheinen die Kammern je nach Alter — ausgedrückt durch die Wanddicke — in abgestufter Helligkeit. Die zuletzt angelegte Kammer, aber nicht notwendig die Endkammer, ist bei diesem Exemplar noch sehr dünn (0,33 μ ⌀), aber schon genügend verkalkt, um auch im Trockenpräparat stabil zu sein. Sie wird aber noch von den zahlreichen Stacheln der früheren Kammern getragen. Sie ist halbkugelförmig und gleichmäßig gekrümmt, als ob auch bei dieser Art die Primärmembran blasenartig aufgebläht worden wäre und sich einem inneren „Druck“ entsprechend den Stacheln und den früheren Kammern angelegt hätte. Von innen gesehen schmiegt sich die neue Wand nämlich den Stacheln etwas an (Taf. 9, Fig. 2). Außerdem ist zu erkennen, wie die neue Wand nahezu senkrecht auf die früheren Kammern stößt und dabei geringfügig von der Kugelfläche abweichen kann (Abb. 2 und Taf. 9 Fig. 1, 6—9; Taf. 10, Fig. 1—2).

Auch bei diesen Arten wird die neue Kammer durch eine Mündungs-Krempe zusätzlich gestützt; auch hier läßt sich die typische „Abreiß“-Struktur beobachten (Taf. 10, Fig. 2—3).

Der Mineralisierungsprozeß scheint am Anfang innen wie außen (bilamellar!) sehr rasch vor sich zu gehen. Durch ihn verändert sich auch das Bild des Mündungsbogens. Die Krempe verhält sich

Abb. 2: Die neue Kammer setzt mehr oder weniger senkrecht auf die älteren Kammern auf. Durch die Ansatz-Linie der Primärmembran (Pm) wird die Grenze der Kalzifikation festgelegt. So kann eine Pore in den Bereich einer älteren geraten oder sie wird nur halb ausgebildet. Die Matrizen-Wirkung der neuen Kammer ist also unabhängig von der alten.

Pm: Primärmembran; iL: innerer Lamellen-Komplex; äL: äußerer Lamellen-Komplex.

Text-fig. 2: Calcification of the new chamber is limited by the boundary of its primary membrane (Pm) against the old chamber. The new pores may intercross with older ones or they may be simply dissected by the boundary, emphasizing the independence of the new template.

Pm: primary membrane; iL: inner lamellae unit; äL: outer lamella unit.

beim Wachstum etwa wie eine Innenlamelle (s. S. 96), d. h. sie wird nur langsam verdickt (Abb. 3 und Taf. 10, Fig. 6—7). Je nachdem wie weit die Primärmembran zurückgebogen ist, gibt es im Verlauf der Kalkabscheidung einen deutlichen oder weniger stark abgesetzten Mündungsrand.

Die übrige Oberfläche der neuen Kammer ist stellenweise rauh körnig oder auch weich gerundet — wahrscheinlich je nach organischem Matrix-Anteil. Die mehr rundlichen — kissenförmig bis kugeligen — Strukturen (Taf. 11, Fig. 3) könnten als Gemenge von „aktiv-passiver Matrix" und Kalzit-Keimen gedeutet werden, da sie von Anfang an das Muster der Porentrichter vorzeichnen. Erst bei zunehmendem Dickenwachstum schließen sich die einzelnen „Kissen" zu plattenförmigen Kristall-Komplexen zusammen (Taf. 14, Fig. 7). Es findet außer einem vertikalen auch ein lateraler Zuwachs statt. Diese beiden Zuwachsmodi kommen auch im Querbruch zum Ausdruck (Taf. 12, Fig. 1—8). Hier liegen einzelne Kalzit„körner" zunächst noch weniger dicht neben einander, da ein engmaschiges organisches Netzwerk sie umgibt (Taf. 12, Fig. 2—3). Deshalb können Kammern mit einer Wanddicke $<0{,}5\ \mu\ \varnothing$ noch biegsam sein.

Weiter zeigen Querbrüche von jugendlichen Kammern die Primärmembran, die die Wand zweiteilt (bilamellar!). Sie tritt deutlich in den Porenquerschnitten hervor; besonders dann, wenn sie zunächst noch durch Kalk versteift worden ist. Querbrüche fossiler Gehäuse zeigen in den Poren häufig eine knotenartige Linie. Diese Linie stellt den in den Poren ausstreichenden Rest der Primärmembran dar und hat nichts mit einem die Poren verschließenden Sieb zu tun (Hemleben, 1969, S. 256).

Nachdem die Wand eine gewisse Stabilität erreicht hat, differenziert sich das Dickenwachstum. Zunächst haben aus früheren Kammern durchspießende Stacheln noch keine kalzitische „Manschette"[4] (Taf. 11, Fig. 1), neuentstehende Stacheln dagegen sind durch „haufenartige" Gebilde angedeutet, (Taf. 13, Fig. 5). In der Folge wird der Kalzit um die durchspießenden Stacheln, wie zum Schutz gegen mechanische Beanspruchung, erhöht (Taf. 13, Fig. 6). Dies erscheint umso sinnvoller, als etwa zur gleichen Zeit die Statik der Kammerwand dadurch verändert wird, daß innerhalb der neuen Kammer die durchspießenden Stacheln gegen das Gehäuse-Zentrum hin resorbiert werden. Von außen sieht es dann so aus, als ob die Stacheln erst auf der neuen Kammer angelegt worden seien. Morphologisch unterscheiden sie sich nicht mehr von den neugebildeten Stacheln, da auch diese eine Kalzitmanschette erhalten.

[4]) Manschette wird hier anstelle von „Stachelbasis" verwandt, da es sich nicht um eine echte Basis handelt (s. S. 101).

Abb. 3: Block-Modell des Mündungsrandes einer letzten Kammer. Der Zwickel hinter dem zurückgebogenen Mündungsrand wird von den Kalzit-Lamellen sukzessiv ausgefüllt. Dadurch entsteht aus dem Umschlag zunächst ein Wulst, der bei weiterer Verkalkung ebenfalls ausgeglichen wird.
Pm: Primärmembran; iL: innerer Lamellen-Komplex; äL: äußerer Lamellen-Komplex, jeweils mit Zwischenmembranen.

Text-fig. 3: The apertural rim of the last chamber originates form the backfolded margin of the primary membrane. Successive calcite lamellae gradually fill the corner forming first a rounded lip which eventually disappears during subsequent calcification.
Pm: primary membrane; iL: inner lamellae unit; äL: outer lamellae unit each with submembranes.

Die Poren sind bis zum Einsetzen der Manschetten-Bildung verschlossen geblieben. Ihr Umriß ist oft noch unregelmäßig und nimmt zur Primärmündung hin an Deutlichkeit stark ab (Taf. 13, Fig. 1), d. h. das Porenmuster der vorgegebenen Matrize verändert sich im Sinne eines Gradienten zum Mündungsrand. Meistens ist sogar ein breiterer Bezirk um die Hauptmündung herum imperforat. Dies gilt nicht so sehr für die sekundären Mündungen. Hier gehen die Poren oft bis an den Mündungssaum heran.

Das Öffnen der Poren geschieht ähnlich wie bei *Hastigerina pelagica* (S. 96). Ob sich zuerst Kleinstporen (Taf. 13, Fig. 2) in der Schließmembran bilden, hängt davon ab, wie stark diese Membran bereits mit Kalklamellen bedeckt ist. Bei stärkerer Bedeckung reißt die Pore als Ganzes auf und zwar relativ spät in Beziehung zur Entwicklung der Stachelmanschetten (Taf. 13, Fig. 3—4).

Die Entstehung der Manschetten ist sehr gut an jungen Exemplaren von *G. ruber* zu beobachten, die mehrere Kammern in schneller Folge angebaut haben (Taf. 14, Fig. 1—5). Die Wanddicke unterscheidet sich dann von Kammer zu Kammer weniger als bei adulten Exemplaren, bei denen die vorletzte Kammer meistens schon voll ausgebildet ist und Zwischenstadien fehlen (Taf. 11, Fig. 5—6). An solchen jugendlichen Kammerfolgen (Taf. 14, Fig. 1—5) ist deutlich zu sehen, wie die Stachel-Manschetten auf der vorletzten Kammer bereits breiter und ausladender geworden sind, so daß langsam ein Porentrichter entsteht. Die Manschetten, wie auch die Ecken des Bienenwaben-Musters bilden Zonen bevorzugten Kristallwachstums. Es findet also kein gleichmäßiges Dickenwachstum auf der gesamten Oberfläche statt.

Die plattenartige Kristallaggregat-Struktur ist in unmittelbarer Nähe des Stachels am deutlichsten (Taf. 14, Fig. 7). Zwischen den einzelnen Manschetten ist sie unter einer feinen Haut verborgen, wie von Towe & Cifelli (1967, Taf. 89, Fig. 3) für *Ammonia beccarii* und von Hemleben (1969, Taf. 1, Fig. 4) für *G. ruber* abgebildet. Es handelt sich allem Anschein nach um die sogenannte organische „aktive Matrix", die überall dort auftritt, wo epitaxiales Kristallwachstum vor sich geht (Taf. 14, Fig. 7; Pfeil). Erst bei der drittletzten Kammer sind die Porentrichter voll entwickelt (Taf. 14, Fig. 4), hier treten die Kristallplatten nahezu unverhüllt hervor, trotz einer hauchdünnen darüberliegenden Membran, die das Gehäuse vor dem Meerwasser schützt und in den Poren als Wandverkleidung sichtbar wird. Ein völliges Zusammenwachsen der übereinander liegenden Platten wird durch die organische Matrix verhindert. Das vertikale Wachstum führt daher nicht zu einer echten prismatischen Struktur.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung verlieren die geschilderten Oberflächen-Strukturen wieder an Deutlichkeit. Die Porentrichter werden dabei enger und das Relief wird durch weiteres Dickenwachstum „eingeebnet". Dabei kann es zum vollständigen Verschluß einzelner Poren kommen (Taf. 16, Fig. 6, Hemleben 1969, Taf. 1, Fig. 1).

Der beschriebene Prozeß kommt auch im Wandquerschnitt zum Ausdruck. Bei einer vollentwickelten Kammerwand zeigen die Kristalleinheiten eine bevorzugte, wenn auch nicht strenge Orientierung nach der Basisfläche (0001). Die einzelnen „Kristall-Platten" stehen aber zugleich auch in vertikalem Verbund. Dieser kommt oberflächlich in den die Poren umgebenden Kalkterrassen zum Ausdruck; dadurch wird auch im Bruch ein prismatischer Bau vorgetäuscht.

Auf der Innenfläche der Wand kommt es nicht zur Bildung eines derartigen Reliefs: Hier werden, nachdem die „Stützstacheln" unterhalb der Durchspießstelle resorbiert worden sind, alle Unebenheiten durch wenige dünne, strukturlose Kalkschichten ausgeglichen. Die dabei ausgesparten Porentrichter sind nur sehr flach (Abb. 4); maximal wurden drei Stufen beobachtet[5]). Das überdachte Oberflächen-Relief der älteren Kammern (Septum) wird bei diesem Prozeß ebenfalls eingeebnet. Auch hier kann es noch zum Verschluß von Poren kommen.

Bei adulten Exemplaren ist die ontogenetisch letzte Kammer auffallend häufig im Anfangsstadium, d. h. noch dünnschalig, erhalten. Daher ist in Bodenproben die letzte Kammer gewöhnlich abgebrochen. Daneben finden sich aber auch Formen mit sehr stark verdickten Gehäuse-Wänden. Es sind dies Arten wie *Globigerinoides conglobatus*, *G. sacculifer* („*S. dehiscens*") und Vertreter der Gruppe der unbestachelten planktonischen Foraminiferen (*G. pachyderma*, *G. menardii*, *G. truncatulinoides* etc.). Bei diesen Formen wird auf die normal gebildete Gehäuse-Wand eine Kalzit-Kruste („cortex") abgeschieden (Bé & Ericson, 1963; Bé & Lott, 1964; Bé, 1965; Pessagno & Miyano, 1968; Bé & Hemleben im Druck), dies aber offenbar unter dem Einfluß bestimmter äußerer Faktoren, wie Wassertemperatur, Wassertiefe etc.

In entsprechender Weise vollzieht sich durch den bloßen Bau einer Kalzit-Kruste auch der Übergang von *Globigerinoides sacculifer* zu „*Sphaeroidinella dehiscens*". Diese Form tritt lebend nur im Bereich von

[5]) Bé (1968) macht darauf aufmerksam, daß man Porendurchmesser nur auf der Innenseite der Kammerwand messen sollte. Aus oben Gesagtem geht hervor, daß die Außenseite vollkommen ungeeignet ist, daß aber auch auf der Innenseite derartige Messungen nicht ohne Vorbehalt gemacht werden können. Am besten sollte man für Porenmessungen die Innenseiten junger Kammern verwenden.

Abb. 4: Dickenwachstum der Gehäusewand bei *Globigerinoides sacculifer* und *G. conglobatus* (a—c) und bei *G. ruber* (a—b). Pm: Primärmembran; iL: innerer Lamellen-Komplex; äL: äußerer Lamellen-Komplex; KK: Kalzit-Kruste.

a) Erste Verkalkungsstufe: Innere und äußere Kalklamelle werden gleichmäßig ohne Reliefbildung abgelagert. Durchspießende Stacheln stützen noch die neue Kammer; junge Stacheln künden sich durch „Primordial-Haufen" an.

b) Zweite Verkalkungsstufe: Der innere Lamellen-Komplex wird nur noch geringfügig verdickt; der äußere Komplex dagegen wächst periodisch weiter, wahrscheinlich im Wechsel mit Nahrungsaufnahme. Dabei bleiben die einzelnen Lamellen durch Zwischenmembranen getrennt. Durch ausgeprägt plattiges Kristall-Wachstum (0001) entsteht das typische Bienenwabenmuster der Oberfläche.

c) Dritte Verkalkungsstufe (Bildung der Kalzit-Kruste): Eine Lage aus länglich-prismatischen Kristallaggregaten legt sich allmählich über das ganze Gehäuse. Ihre Oberfläche zeigt typische Rhomboeder-Kristallflächen (1011) und etwa senkrecht zur Oberfläche stehende c-Achsen. Auch die Kalzit-Kruste kann sich in mehrere Lamellen gliedern.

Text-fig. 4: Calcification of the wall in *Globigerinoides sacculifer* and *G. conglobatus* (a—c) and *G. ruber* (a—b).
Pm: primary membrane; iL: inner lamellar unit; äL: outer lamellar unit; Kk: calcite-crust.

a) First stage: While the wall is still supported by earlier spines, a smooth calcite layer is formed on the inside as well as on the outside of the primary membrane. "Primordial heaps" mark the places where new spines are about to form on the outside.

b) Second stage: While the inner layer practically stops thickening, new lamellae add to the outer calcite layer gradually building up the typical honeycomb-relief. They remain separated by outer membranes and probably reflect some periodicity in growth.

c) Third stage: A "calcite crust" with prismatic structure and rhombohedral crystals (10$\bar{1}$1) at the surface marks a stage represented only by a small fraction of the population. Within the crust several lamellae may be recognized.

ungefähr 5° Nord bis 5° S in tieferen Wasserschichten (300 m und tiefer) und auch dort nur sehr selten auf (mündl. Mitteilung von Dr. A. W. H. Bé).

Auf der sonst sehr feinkörnigen, bzw. durch Kristallplatten terrassierten Oberfläche von *G. sacculifer* setzt ein zunehmend gröber kristallines Wachstum ein. Plattenkristall-Wachstum tritt zurück zu Gunsten von Rhomboeder-Kristallen mit Überwiegen der Flächen $(10\bar{1}1)$ (Taf. 15, Fig. 1—6). Das bevorzugte Wachstum der Stachelmanschetten hört auf. Stattdessen erfolgt über die ganze Oberfläche ein mehr oder weniger gleichmäßiges Kristallwachstum, wobei jedoch die einzelnen Kristalle weniger in die Breite als in die Höhe wachsen (Taf. 16, Fig. 3) und zwar senkrecht zur Gehäuse-Oberfläche. Dabei werden auch die Poren wieder enger und unregelmäßiger, in manchen Fällen sogar geschlossen. Gleichzeitig werden die Stacheln abgeworfen oder resorbiert; nur am Scheitel der letzten Kammer bleiben Stachelrelikte und das retikulierte Muster der Poren meist noch erkennbar. Dieser mündungsferne Teil der letzten Kammer verhält sich überhaupt etwas abweichend vom Rest des Gehäuses. Hier bleiben nämlich die Poren erhalten und bekommen eine kraterähnliche Umrahmung. Auch bleibt die Kontur der Oberfläche weich und zeigt nur undeutliche, unter einer Membran gelegene Rhomboeder-Kristalle. Fossile Exemplare, in denen die äußere Membran verwittert ist, lassen allerdings eine starke Kristallverzahnung erkennen. Die Mündungen (sekundäre wie primäre Mündungen) werden bis auf einen engen Schlitz zugebaut und erhalten dicke Rand-Wülste (Taf. 16, Fig. 5).

Aufgebrochene Exemplare zeigen im Innern deutlich die gesamte Formenreihe von *G. sacculifer* zu „*S. dehiscens*". Porenmuster, Porenverteilung, sowie Stacheln und Mündungen entsprechen denen von *G. sacculifer*, nur sind sie von der für „*S. dehiscens*" typischen Kalzit-Kruste überbaut (Bé & Hemleben, im Druck).

VI. Stachel-Wachstum

Auf S. 98 wurde angedeutet, daß sich neu entstehende Stacheln durch kleine „haufenartige" Strukturen auf einer neuen Kammer-Außenwand ankündigen (Taf. 13, Fig. 5). Es sind Gebilde, die an eingetrocknete Plasmafäden erinnern. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich um „aktive Matrix", die in engem Zusammenhang mit dem Stachelwachstum steht. Einen weiteren Hinweis für ein Vorhandensein solcher „aktiven Matrix" ergeben ERM-Aufnahmen von Innenseiten sehr junger Kammern. In Taf. 17, Fig. 1—3 liegen schwarze Flecken an denjenigen Stellen, an welchen auf der Außenseite neue Stachelansätze bzw. sehr junge Stacheln auftreten. Es sind Aufladungsflecken („charging points"); hier möglicherweise verursacht durch positive Ladungen, die die Elektronen anziehen und das Zustandekommen eines ERM-Bildes verhindern. Offensichtlich liegt eine Konzentrierung organischen Materials vor.

Aus den oben erwähnten „haufenartigen Gebilden" wachsen später Stachelspitzen heraus, die die typischen Flächen des Kalzitrhomboeders aufweisen. Sind die Stacheln etwas älter, so verjüngen sie sich zur Spitze hin sehr schnell und sind gewöhnlich noch sehr biegsam (Taf. 6, Fig. 6 und Taf. 12, Fig. 4—5). Diese Biegsamkeit ist extrem stark bei *Globigerina bulloides* und *G. quinqueloba* (Taf. 17, Fig. 4), also bei Arten, die in der Regel sehr dünne Stacheln besitzen.

Auf Grund dieser Beobachtungen bieten sich zwei Modelle für das Verständnis des Stachelwachstums an:

1. Der junge Stachel besteht aus einem Gemenge von organischer „aktiver Matrix" und unverlöteten Kalzitkeimen. Dadurch wäre er anfänglich noch biegsam.
2. Der Stachel wird von einer organischen Haut schlauchartig umgeben. Innerhalb dieses Schlauches vollzieht sich das Stachelwachstum nach den Flächen $(10\bar{1}1)$ des Kalzitrhomboeders. Biegsam wäre danach nur der Teil des Stachel-Schlauches, der noch nicht im Verkalkungsbereich liegt[6]).

Mit beiden Modellen ist die Tatsache vereinbar, daß durchspießende Stacheln, deren natürliche Wachstumsspitze zunächst dicht über dem Niveau der neuen Kammer liegt, in derselben Weise sekundär weiterwachsen können. „Stachelpfropfungen" wären auf ähnliche Art entstanden (Taf. 17, Fig. 7).

Auffälligerweise erscheinen nahezu alle Stacheln auf den ERM-Aufnahmen glatt und hell und mehr oder weniger strukturlos und stehen damit in scharfem Kontrast zur Wand-Oberfläche. Eine die Stacheln umgebende organische Haut (Taf. 17, Fig. 8—9) bzw. eine rindenartige Struktur (Hemleben, 1969) würde dieses Phänomen verständlicher machen.

[6]) Ein früheres Modell (Hemleben, 1969), wonach sich die Stacheln durch „Düsen-artige" Wandporen nach außen schieben sollten, verlegt die Wachstumszone auf die Innenseite der Kammerwand. Es sind wohl mehr zufällige Plasma-Anhäufungen gewesen, welche zu diesem etwas voreiligen Schluß geführt haben.

Bei früherer Gelegenheit (HEMLEBEN, 1969) wurde gezeigt, daß die Stacheln nicht mit der umgebenden Kammerwand verwachsen. Diese Aussage kann jetzt dahingehend ergänzt werden, daß sich die Stacheln, sofern sie bis zur Primärmembran reichen, mit dieser offenbar verbinden (Ausnahmen siehe Tafel-Erläuterungen). Wenigstens liegt das untere Stachelende auf gleicher Höhe mit der in den Poren sichtbaren Primärmembran (Taf. 18, Fig. 6—7). Bis zu dieser Ebene hebt sich der glatt gerundete Stachel scharf von der umgebenden Wand ab, ist mit dieser also nicht verwachsen. Es kann daher nur von Stachelmanschetten gesprochen werden, wenn man die Stachel-„Basis" auf der Wandoberfläche meint.

Die Genese der Stacheln kann bis jetzt also noch nicht einwandfrei geklärt werden. Auf keinen Fall verläuft sie aber so, wie von LIPPS (1966, S. 1262) beschrieben: "The wall consists of radial crystals extended into spines . . . and surrounded within the wall by finer crystals. The surface is spinose in the living organism and appears hispid when the spines are broken".

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei rezenten, spinosen Plankton-Foraminiferen sich der Bauprozeß in mehrere Stufen gliedert:

1. Bildung einer blasenartig aufgespannten, organischen Primärmembran. Sie legt Form, Porosität und Stacheldichte der neuen Kammer fest.
2. Erste Verkalkungsstufe, die unmittelbar nach Bildung der Primärmembran gleichmäßig innen und außen einsetzt und bis zur ersten Festigkeit der Kammerwand anhält. Im Wand-Querschnitt sind nur „granuläre" Strukturen zu beobachten.
3. Zweite Verkalkungsstufe, die mit der Bildung von Plattenkristallen (Basal-Pinakoid) zuerst an den durchspießenden Stacheln einsetzt und schließlich zum typischen Reliefmuster der adulten Kammer führt. Gleichzeitig Wachstum von jungen Stacheln.
4. Dritte Verkalkungsstufe. Sie tritt seltener und offenbar nicht zwangsläufig ein und läßt die sog. Kalzit-Kruste entstehen. Im Wand-Querschnitt sind nur „prismatische Kristallaggregate" zu beobachten.

VII. Diskussion

In dem von TOWE & CIFELLI (1967) publizierten Modell des Kalzifikationsprozesses erfolgt die Mineralisierung auf einer organischen Matrix. Diese Matrix soll aus zwei verschiedenen organischen Substanzen zusammengesetzt sein ("active and passive matrix")[7]. Auf die hier untersuchten Arten übertragen, wäre zunächst die Primärmembran ausgeschieden worden, die aus „aktiver und passiver" Matrix bestehen soll. Diese Primärmembran aber unterscheidet sich im ERM deutlich von den übrigen an der Verkalkung des Gehäuses beteiligten organischen Bestandteilen durch ihre außerordentliche, selbst in den „schattigsten" Poren noch durchdringende Helligkeit (Taf. 14, Fig. 4, Pfeil). Außerdem ist sie viel resistenter und selbst bei fossilen Exemplaren immer noch sehr gut zu sehen (HEMLEBEN, 1969: tubercular ring). Daher wird angenommen, daß die Primärmembran nicht selber aus einer „aktiven und passiven" Matrix besteht, sondern, daß diese Agenzien auf ihr wirken. Wohl bildet die Primärmembran die Schablone für die Größe und Gestalt der Kammer, die Porenverteilung etc., aber das auf ihr stattfindende erste epitaxiale Kristallwachstum wird gesteuert von der „aktiven Matrix" (Carbohydrasen) und abgeschirmt von der „passiven Matrix" (Membranen). Da während der ersten Verkalkungsphase die Primärmembran innen wie außen sehr schnell und bis auf die Poren gleichmäßig verkalkt, entfällt die unmittelbare Matrizen-Wirkung der Primärmembran bei späteren Verkalkungsphasen. Daher müssen es die Zwischenmembranen (passive Matrix) sein, welche die Ausbildung des artspezifischen Oberflächen-Musters kontrollieren.[8])

Welche Aufgabe die Primärmembran bei diesem weiteren Kalzifizierungsprozeß erfüllt und welches Element des Foraminiferen-Organismus sie ursprünglich gebildet hat, muß durch weitere Untersuchungen geklärt werden.

Grundsätzlich enthält die Gehäusewand einen erheblichen Anteil an organischen Substanzen. Dies wird besonders deutlich, wenn man Gehäuse mit EDTA (Äthylendiamintetraessigsäure) entkalkt. Man

[7]) TOWE & CIFELLI (1967) vermuten, daß die „passive Matrix" ein Polysaccharid (Chitin oder chitin-ähnliche Substanz) darstellt, im Gegensatz zur protein-artigen „aktiven Matrix".

[8]) MOSS, M. L. (Addendum in BÉ & ERICSON, 1963, S. 79—80) berichtet auf Grund von Entkalkungen der Arten *G. ruber*, *G. sacculifer* und *G. aequilateralis* über die Chemie der Zwischenmembranen: Möglicherweise handelt es sich hier um "... sulfated acid mucopolysaccharid which probably is polymerized, and is strongly basophilic".

Für die Determinierung der morphologischen Veränderungen scheint vor allem die Menge der basischen, sauren und der Amid-Aminosäuren im mineralisierten Gewebe verantwortlich zu sein (DEGENS, 1968, S. 179).

erhält dann ein dreidimensionales Gitterwerk aktiv-passiver Kontroll-Membranen (siehe auch Blow, 1969, S. 417). Dieses Gitterwerk wiederholt im wesentlichen die morphologischen Merkmale des Gehäuses. Es zeigt aber auch, daß die einzelnen Plattenkristalle und Lamellen noch von senkrecht verlaufenden Fibrillen durchzogen sind. Demnach kann eine streng „radial"-gebaute Gehäusewand primär gar nicht angelegt werden. Gleichwohl können die prismatischen Plattenkristalle (Basal-Pinakoid mit der Hauptwachstumsfläche (0001) durch ihre senkrecht zur Gehäuse-Oberfläche stehenden c-Achsen im Lichtmikroskop eine radiale Struktur vortäuschen.

Nur die Kalzit-Kruste (3. Baustufe) enthält tatsächlich lange, prismatische Kristallaggregate, die unter die Bezeichnung einer „radial gebauten Gehäusewand" fallen würden. Ganz im Gegensatz dazu erscheint die Wand von jungen Kammern körnig-„granulär" (Taf. 12, Fig. 2—3). Auch hier müssen die c-Achsen senkrecht zur Gehäuse-Oberfläche stehen, denn es wurde nie eine c-Achsen-Änderung innerhalb des Wandquerschnittes beobachtet. Der Unterschied liegt also in der Korngröße und in der verschiedenen Richtung des schnellsten Wachstums $(10\bar{1}1)$ bzw. (0001). Eine ähnliche Korngrößen-„Gradierung" sukzessiver Lamellen wurde von Takayanagi, Y., Niitsuma, N. & Sakai, T. (1968) auch bei *Globorotalia truncatulinoides* nachgewiesen. Die Korngröße aber wird u. a. durch die umhüllenden organischen Substanzen (Zwischenmembranen) bedingt, denn sie kontrollieren u. a. das Wachstum. Fällt die Kontrollfunktion der Zwischenmembranen fort, so wachsen die Kristalle nach den Rhomboederflächen $(10\bar{1}1)$ in die Länge, und es entsteht die Kalzit-Kruste. Möglicherweise ist es die Wassertemperatur, welche die Funktion der Zwischenmembran außer Kraft setzt, denn nach Bé (1965) und Orr (1967) kommen Formen mit Kalzit-Kruste nur in tieferen und kälteren Wasserschichten vor. Im Gehäuse-Querschnitt machen die Zwischenmembranen eine weitere Lamellierung der im Prinzip bilamellaren Wand sichtbar und markieren zugleich die einzelnen Kalzifikationsphasen[9]). Deshalb kann auch die Wand einer letzten Kammer sowohl innerhalb als außerhalb der Primärmembran schon mehrere Lamellen umfassen. Insofern muß der Begriff „bilamellar" inhaltlich geändert werden, da die von Reiss (1957) beschriebene Lamellität sich auf den inneren und äußeren Lamellen-Komplex bezog.

Bei fossilen Exemplaren tritt die Komplexität der beiden Lamellen-Einheiten sogar noch wesentlich besser in Erscheinung, da sich hier das organische Maschenwerk durch die Fossilisation „gelockert" hat und dadurch die einzelnen Lamellen besser hervortreten.

Wie jede Kammer, so ist auch das „Septum" von Anfang an „bilamellar" („double") und nicht einfach („single") wie Hofker 1962 behauptete. Jedes „Septum" war ja zunächst normale Gehäusewand und darum ebenso perforat wie die übrigen perforaten Teile des Gehäuses. Daß bei älteren Kammerscheidewänden oft keine Poren mehr zu sehen sind, kommt daher, daß beim Mineralisierungsprozeß der inneren Lagen die Poren oft ganz verschlossen werden, so daß die Kammerscheidewand sekundär imperforat wird. Hinzu kommt, daß bei manchen Individuen in der Nähe der Hauptmündung schon ursprünglich keine oder nur sehr kleine Poren ausgebildet werden.

Eine weitere Abwandlung des Reiss'schen Modells besteht darin, daß nicht jede Lamelle pro Kammer-Neubau ("per instar", Reiss, 1957) sich als kontinuierliche Hülle über die vorherigen Kammern legt. Jede neu hinzugefügte Kammer verkalkt vielmehr unabhängig von den vorherigen nach eigener Matrize. Erst im Verlauf des weiteren Dickenwachstums können manchmal Kammergrenzen verwischt werden, so daß der Eindruck von „per instar"-Lamellen entsteht. Erst während des dritten Bauabschnitts (Kalzit-Kruste) greift dann die Kalkausscheidung über die Kammergrenzen hinweg. In diesem Stadium kann man besonders deutlich sehen, wie die Kalzifikation von den älteren zu jüngeren Teilen fortschreitet.

Generell kann gesagt werden, daß die Gehäusewand planktonischer Foraminiferen (dies gilt auch für die Gruppe der stachellosen planktonischen Foraminiferen) aus zwei Lamellen-Komplexen besteht, die durch die Primärmembran getrennt werden und sich damit zweiseitig (bilamellar) verdicken. Damit stehen die planktonischen Foraminiferen im Gegensatz zu den vielen benthonischen Foraminiferen, bei denen sich die Kalzifikation auf die Außenseite der Primärmembran beschränkt. Vielleicht hat die doppelseitige Verkalkung bei den Planktonen den Sinn, die Kammerwand rascher zu festigen und damit schneller funktionsfähiger zu machen. Im übrigen werden die einzelnen Lamellen nicht wie bei vielen benthonischen Foraminiferen-Gehäusen einhüllend, sondern von Kammer zu Kammer räumlich und vielleicht auch zeitlich unabhängig ausgeschieden.

9) Die in Dünnschliffen (Taf. 12, Fig. 6) häufig sichtbaren schwarzen Linien parallel zur Oberfläche („canals", Reiss, 1957) sind auf derartige Zwischenmembranen zurückzuführen, wie sie auch von Angell (1967a, S. 301) beschrieben wurden. Helle Linien sind in den meisten Fällen durch Interferenz-Erscheinungen an Kristallkanten zu erklären.

VIII. Proben-Daten zu den Stereoscan-Trägern

Tübinger Träger Nr.	Station	Datum	Wassertiefe	Geographische Position	Art
70 L	BBS 134	24. 2. 61	0—10 m	32°10′N 64°30′W	*H. pelagica*
73 L	Kern V 14—98	22. 5. 58	3893 m	00°38′S 69°27′E	*G. conglomerata*
121	Equal II—1	24. 7. 63	0—10 m	40°21′N 64°50 W	*G. conglobatus*
129	V 23—2—2	30. 7. 66	0—10 m	37°36′N 64°36′W	*G. ruber*
134	Hudson 18 68—4—18	14. 2. 68	0—150 m	13°28′N 63°25′W	„*S. dehiscens*“
181	V 16—2	5. 10. 59	Oberfläche 0—10 m	9°41′N 77°19′W	*G. ruber*
216	Bodenprobe	—	2873 m	20°00′S 41°53′E	*G. conglobatus*
234	V 19—154	—	0—300 m	0°27′N 80°37′E	„*S. dehiscens*“
243	V 17—37	16. 3. 61	0—10 m	37°57′S 75°08′W	*G. ruber*
249	V 23—13—17	13. 8. 66	0—240 m	38°16′N 45°18′W	*G. aequilateralis*
260	V 19—188	6. 9. 63	0,5 m Oberfläche	23°32′S 38°51′E	*H. pelagica*
269	Grace I—2	22. 7. 60	Oberfläche	38°44′N 69°57′W	*G. ruber*
271	Bibb 3—3	27. 10. 61	Oberfläche 0—10 m	38°44′N 68°02′W	*G. ruber*
272	V 23—144 —192	4. 12. 66	0—10 m	29°01′N 64°22′W	*G. aequilateralis*
273	Dana 4005 II	12. 3. 30	0—3500 m	13°31′N 18°03′W	*H. digitata*
274	V 17—37	16. 3. 61	0—10 m	37°57′S 75°08′W	*G. conglobatus*
402	V 23—20—24	16. 8. 66	0—10 m	49°37′N 44°55′W	*G. bulloides*
406	Equal II V—15	4. 8. 63	0—287 m	10°00′N 25°00′W	*G. sacculifer*
415	BBS—52	26. 2. 59	10—20 m	32°10′N 64°30′W	*G. sacculifer*
418	V 23—17—21	15. 8. 66	0—10 m	46°00′N 45°03′W	*G. quinqueloba*
419	Eastwind 24—12	23. 5. 67	0—200 m	33°43′N 75°07′W	*O. universa*
426	V 19—265	15. 10. 63	5 m Oberfläche	01°17′S 05°32′E	*G. ruber* (426/9) *G. sacculifer* (426/18)
428	Dana 4005 II	12. 3. 30	0—3500 m	13°03′N 18°03′W	*H. digitata*

IX. Literatur

Angell, R. W. (1967a): The test structure and compositions of the foraminifer *Rosalina floridana*. — J. Protozool., **14**, 2, S. 299—307, 13 Abb., Utika, N. Y.

— — (1967b): The process of chamber formation in the foraminifer *Rosalina floridana* (Cushman). — J. Protozool., **14**, 4, S. 566—574, 14 Abb., Utika, N. Y.

Arnold, Z. M. (1956): The contributions of Jean Le Calvez to the study of the Foraminifera. — Cushman Found. Foram. Res., Contr., **7**, 1, S. 1—14, 6 Abb., Washington.

Bandy, O., Ingle, J. C. & Frerichs, W. E. (1967): Isomorphism in „*Sphaeroidinella dehiscens*" and „*Sphaeroidinellopsis*". — Micropaleont., **13**, 4, 1 Abb., 1 Taf., S. 483—488, New York.

Banner, F. T. & Blow, W. H. (1959): The classification and stratigraphical distribution of the Globigerinaceae. — Paleontology, **2**, 1, S. 1—27, 4 Abb., Taf. 1—3, London.

— — (1960a): The taxonomy, morphoolgy and affinities of the genera included in the subfamily Hastigerininae. — Micropaleont., **6**, 1, S. 19—31, 11 Abb., New York.

— — (1960b): Some primary types of species belonging to the superfamily Globigerinaceae. — Cushman Found. Foram. Res., Contr., **11**, 1, S. 1—41, 2 Abb., Taf. 1—8, Washington.

Bartlett, G. A. (1968): Planktonic Foraminifera — new dimensions with the scanning electron microscope. — Canad. J. Earth Sci., **5**, 2, S. 231—233, Taf. 1—6, Ottawa.

Bé, A. H. W. (1965): The influence of depth on shell growth in *Globigerinoides sacculifer* (Brady). — Micropaleont., **11**, 1, S. 81—97, 12 Abb., Taf. 1—2, New York.

— — (1967): Foraminifera. Families: Globigerinidae and Globorotalidae. In: Fiches d'identification du zooplancton. — Zooplancton, sheet 108, S. 1—8, 31 Abb., Cons. internat. Explor. Mer, Charlottenlund (Dänemark).

— — (1968): Shell porosity of Recent planctonic Foraminifera as a climatic index. — Science, **161**, 3844, S. 882 bis 884, Washington.

— — & Ericson, D. B. (1963): Aspects of calcification in planktonic Foraminifera (Sarcodina). — Ann. New York Acad. Sci., **109**, Art. 1, S. 65—81, 10 Abb., New York.

— — & Hemleben, Ch. (1969): Calcification in a living planktonic foraminifer, *Globigerinoides sacculifer* (Brady). N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **134**, 1, Stuttgart.

— — & Lott, L. (1964): Shell growth and structure of planktonic Foraminifera. — Science, **145**, 3634, S. 823 bis 824, 3 Abb., Washington.

— —, McIntyre, A. & Breger, D. L. (1966): Shell microstructure of a planktonic foraminifer, *Globorotalia menardii* (d'Orbigny). — Ecl. geol. Helv., **59**, 2, S. 885—986, 2 Abb., Taf. 1—17, Basel.

Blackmon, P. D. & Todd, R. (1959): Mineralogy of some Foraminifera as related to their classification and ecology. — J. Paleont., **33**, S. 1—15, 5 Tab., Tulsa.

Blow, W. A. (1969): Late middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. — Proc. 1st Intern. Conf. Plankt. Microf., Geneva 1967, **1**, S. 198—422, 43 Abb., Taf. 1—54, Leiden.

Bolli, H. M., Loeblich, A. J. jr. & Tappan, H. (1957): Planktonic foraminiferal families Hantkeninidae, Orbulinidae, Globorotaliidae and Globotruncanidae. — Bull. U. S. nat. Mus., **215**, S. 3—50, 9 Abb., Taf. 1—11, Washington.

Bradshaw, J. S. (1959): Ecology of living planktonic Foraminifera in the North and Equatorial Pacific Ocean. Cushman Found. Foram. Res., Contr., **10**, 2, S. 25—64, 43 Abb., 1 Tab., Taf. 6—8, Washington.

Carpenter, W. B. (1856): Researches on the Foraminifera. II: On the genera *Orbiculina*, *Alveolina*, *Cycloclypeus*, and *Heterostegina*. — Trans. philos. Soc. London, **146**, S. 547—569, London.

Cifelli, R. (1962): Some dynamic aspects of the distribution of planktonic Foraminifera in the western North Atlantic. — J. Marine Res., **20**, 3, S. 201—213, 8 Abb., New Haven.

— — (1965): Planktonic Foraminifera from the western North Atlantic. — Smithsonian misc. Coll., **148**, 4, S. 1—36, 4 Abb., 4 Tab., Taf. 1—9, Washington.

— — (1967): Distributional analysis of North Atlantic Foraminifera collected in 1961 during cruises 17 and 21 of the R/V Chain. — Cushman Found. Foram. Res., Contr., **18**, 3, S. 118—127, 4 Abb., 1 Tab., Washington.

Christiansen, B. O. (1965): A bottom form of the planktonic foraminifer *Globigerinoides rubra* (d'Orbigny, 1839). — Publ. Staz. zool. Napoli, **34**, S. 197—202, 3 Abb., Napoli.

Degens, E. T. (1968): Geochemie der Sedimente. 282 S., 75 Abb., 20 Tab., Stuttgart (Enke).

Ebner, V. von (1887): Über den feineren Bau der Skelettheile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. — Sitz .Ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl., **45**, 1 Abth., S. 55, Wien.

Ehrenberg, C. G. (1854): Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. Atlaswerk, 40 Taf., Leipzig.

Goreau, T. (1961): Wachstum und Kalkanlagerung bei Riffkorallen. — Endeavour, **20**, 77, S. 32—39, 10 Abb., London.

Hagn, H. (1955): Zur Kenntnis alpiner Eozän-Foraminiferen• III: *Eorupertia cristata* (Gümbel). — Paläont. Z., **29**, S. 46—73, 2 Abb., Taf. 4—6, Stuttgart.

Hare, P. E. (1963): Amino acids in the proteins from aragonite and calcite in the shells of *Mytilus californianus*. — Science, **139**, 3551, S. 216—217, 1 Tab., Washington.

Hay, W. W. & Sandberg, P. A. (1967): The scanning electron microscope, a major break-through for micropaleontology. — Micropaleont., **13**, 4, S. 407—418, 1 Tab., Taf. 1—2, New York.

— —, Towe, K. M. & Wright, R. C. (1963): Ultramicrostructure of some selected foraminiferal tests. — Micropaleont., **9**, 2, S. 171—195, 14 Taf., New York.

Hemleben, Ch. (1969): Microstructure of some spinose planktonic Foraminifera. — Proc. 1st Intern. Conf. Plankt. Microf., Geneva 1967, **2**, S. 254-256, Taf. 1-3, Leiden.

Hofker, J. sen. (1959): On the splitting of *Globigerina*. — Cushman Found. Foram. Res., Contr., **10**, 1, S. 1—9, 25 Abb., Washington.

— — (1962): Studien an planktonischen Foraminiferen. — Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., **114**, 1, S. 81—134, 85 Abb., Stuttgart.

— — (1964): Wall structure of Globotruncanidae, *Globorotalia* and *Gavelinella*. — Micropaleont., **10**,4 S. 453 — 456, New York.

Honjo, S. & Berggren, W. A. (1967): Scanning electron microscope studies of planktonic Foraminifera. — Micropaleont., **13**, 4, S. 393—406, 2 Abb., 1 Tab., Taf. 1—4, New York.

— — & Okada, H. (1968): Scanning electron microscopy of planktonic Foraminifera: a preparation technique. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., (4: Geol., Mineral.), 14, 1, S. 71—76, 2 Abb., Taf. 17—19, Sapporo.

Krasheninnikov, V. A. (1956): Mikrostruktura stenki nekotorykh kajnozojskikh foraminifer i metodika ee isuchenija v polarizovannom svete. — Voprosy Mikropaleont., **1**, S. 37—48, Moskva.

Le Calvez, J. (1938): Recherches sur les foraminifères. 1: Développement et reproduction. — Arch. Zool. Exp. et. Gén., **80**, S. 163—333, Paris.

— — (1947): Les perforations du test de *Discorbis erecta* (foraminifères). — Lab. Mar. Dinard, Bull. **29**, S. 1—4, Rennes.

Lipps, J. H. (1966): Wall structure, systematics, and phylogeny studies of Cenozoic planktonic Foraminifera. — J. Paleont., **40**, 6, 1257—1274, 5 Abb., 2 Tab., Taf. 155, Tulsa.

Loeblich, A. R. jr. & Tappan, H. (1964): Sarcodina, chiefly „Thecamoebians" and Foraminiferida. — In Moore, R. C.: Treatise Invertebrate Paleont., C, Protista 2, 900 S., 653 Abb., Lawrence (Kansas).

McGowran, B. (1968): Reclassification of early Tertiary *Globorotalia*. — Micropaleont., 14, 2, S. 179—198, 3 Abb., Taf. 1—4, New York.

Moss, M. L. (1964): The phylogeny of mineralized tissues. — Internat. Rev. General and Exper. Zool., **1**, S. 297—331, New York (Academic Press).

Myers, E. H. (1943): Biology, ecology, and morphogenesis of a pelagic foraminifer. — Stanford Univ. Publ., Biol. Sci., **9**, **1**, S. 5—30, Stanford, California.

Orr, W. N. (1957): Secondary calcification in the foraminiferal genus *Globorotalia*. — Science, **157**, 3796, S. 1554—1556, Wasbington.

Parker, F. L. (1960): Living planktonic Foraminifera from the Equatorial and southeast Pacific. — Sci. Rep. Tohoku Univ., (2: Geol.), Spec. Vol., **4**, S. 71—82, 20 Abb., Sendai.

— — (1962): Planktonic foraminiferal species in Pacific sediments. — Micropaleont., **8**, 2, S. 219—284, Taf. 1—10, New York.

Pessagno, E. A. (1964): Form analysis of sectioned specimens of *Globorotalia* s. s. — Micropaleont., **10**, 2, S. 217—230, 5 Abb., Taf. 1—6, New York.

— & Miyano, K. (1968): Notes on the wall structure of the Globigerinacea. — Micropaleont., **14**, **1**, S. 38—50, 2 Abb., Taf. 1—7, New York.

Premoli Silva, J. (1966): La struttura della parette di alcuni foraminiferi planctonici. — Ecl. geol. Helv., **59**, **1**, S. 219—233, 6 Abb., Taf. 1—3, Basel.

Reiss, Z. (1957): The Bilamellidea, nov. superfam., and remarks on Creteceous globorotaliids. — Cushman Found. Foram. Res., Contr., **8**, **4**, S. 127—145, 7 Abb., 1 Tab., Taf. 18—20, Washington.

— — (1958): Classification of lamellar Foraminifera. — Micropaleont., **4**, 1, S. 51—70, 1 Tab., Taf. 1—5, New York.

— — (1963a): Comments on wall structure of Foraminifera. — Micropaleont., **9**, 1, S. 50—52, New York.

— — (1963b): Note sur la structure des foraminifères planctoniques. — Rev. Micropaléont., 6. ann., **3**, S. 127—129, Taf. 1, Paris.

— — (1963c): Reclassification of perforate Foraminifera. — Bull. Israel geol. Surv., **35**, S. 1—111, Taf. 1—8, Jerusalem.

Rhumbler, L. (1911): Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. — Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung, **3**, L, c, 1, S. 1—331, Taf. 1—39, Kiel und Leipzig.

Sandberg, P. A. & Hay, W. W. (1967): Study of microfossils by means of the scanning electron microscope. — J. Paleont., **41**, 4, S. 999—1001, Taf. 131—132, Tulsa.

Smout, A. H. (1954): Lower Tertiary Foraminifera of the Qatar Peninsula. — Monogr. British Mus. (Natur. Hist.), 96 S., London.

Sollas, W. J. (1921): On *Saccamina carteri* Brady and the minute structure of the foraminiferal shell. — Quart. J. geol. Soc. London, **77**, S. 193—212, 7 Abb., Taf. 7, London.

Sorby, H. C. (1879): Anniversary address of the President. — Proc. geol. Soc. London, 1878—1879: Quart. J. Geol. Soc. London, **35**, Appendix, S. 56—93, London.

Takayanagi, Y., Niitsuma, N. & Sakai, T. (1968): Wall microstructures of *Globorotalia truncatulinoides* (d'Orbigny). — Sci. Rep. Tohuku Univ. (2: Geol.), **40**, S. 141—170, 4 Abb., 8 Tab., Taf. 20—31, Sendai.

Towe, K. M. & Cifelli, R. (1967): Wall ultrastructure in the calcareous Foraminifera: crystallographic aspects and a model for calcification. — J. Paleont., **41**, 3, S. 742—762, Taf. 87—99, Tulsa.

Wood, A. (1949): The structure of the wall of the test in the Foraminifera; its value in classification. — Quart. J. geol. Soc. London, **104**, S. 229—225, London.

TAFELN

Tafel 6

Primäre Kammerwand

Wenige kräftige Stacheln mit dreiflügeligem Querschnitt, die alle ihre Basis auf früheren Kammern haben, stützen die noch biegsame, jüngste Kammer von *Hastigerina pelagica*. Beim Schrumpfen des Cytoplasmas ist die Kammerwand (Ø 1 μ) kollabiert. Sie hängt nun zeltdachartig durch (Fig. 2), ist leicht verfaltet (Fig. 5) und zeigt feinste Raffungen an den Stacheln (Fig. 3). Die meisten Poren sind noch durch die Primärmembran verschlossen (Fig. 4). Die Oberfläche erscheint rauh-kristallin oder durch einen Überzug organischer Substanz geglättet. Der Mündungsrand ist nach rückwärts umgeschlagen und endet mit unregelmäßiger „Abreißstruktur" (Fig. 4). Einige Poren sind bereits geöffnet (Fig. 6).

Primary Wall

After shrinkage of the cytoplasm, the last formed chamber of a *Hastigerina pelagica* appears suspended like a tent from the spines of a previous chamber (fig. 1—2). Radiating folds around the points of support (fig. 3) and large corrugations (fig. 4) further emphasize the lack of rigidity. Most pores still remain closed by tbe primary membrane (fig. 4), which breaks along irregular lines (fig. 5) similar to the margin of the reflexed apertural brim (fig. 4). Interpore areas are already incrusted by a coarser calcite layer (fig. 5—6).

Alle Fig.: Träger 260/Objekt 3 = *Hastigerina pelagica.*

Fig. 1: N 2855/100fach: Linien in der unteren Bildhälfte sind durch Aufladung hervorgerufen.

Fig. 2: N 2866/195fach: Stachel in Bildmitte zeigt ein durch die Bildabrasterung hervorgerufenes typisches Zickzack-Artefakt.

Fig. 3: N 6872/820fach: Kammerwand-Raffung.

Fig. 4: N 2867/490fach: Mündungsrand.

Fig. 5: N 5959/6600fach: Oberfläche letzte Kammer.

Fig. 6: N 5958/6600fach: Oberfläche letzte Kammer.

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 7

Stachelmanschetten und -haken

Konzentrisch lamellierte Stachelmanschetten (Fig. 1, 2, 4) stützen die großen dreiflügeligen Stacheln, ohne mit ihnen fest verlötet zu sein. Von den Manschetten scheint auch das Dickenwachstum der Wand lamellenartig auszugehen (Fig. 1).

An den Stachelkanten sitzen häufig kleine Widerhaken aus grobkörnigem Kalzit (Fig. 2—3, 5—7). Sie sind den ursprunglich glatten Kanten sekundär aufgesetzt (Fig. 6) und erscheinen im Bereich einer neuen oder einer „prospektierten" Kammer mit besonderer Deutlichkeit. An Stacheln älterer Kammern dagegen fehlen die Haken oder sind kaum noch zu erkennen. Das spricht dafür, daß diese Haken die Aufhängung der neuen Kammerdecke an den wenigen Stacheln erleichtern (vgl. Tafel 6).

Additional structures connected with spines

A basal-collar (spine-base of previous authors) consisting of concentric lamellae (fig. 4) reinforces the base of each spine without being welded to it. Bifurcating prongs along the spine edges are another kind of superimposed structure (fig. 2—3, 5—7). They are best developed in the areas of new or prospective chambers and gradually disappear in the older parts of the test. This fact and the barb-shape suggest that they serve as holdfasts for the newly constructed chamber wall.

Alle Fig.: *H. pelagica*

Fig. 1: N 3381/T70L/7/1040fach: fünftletzte Kammer
Fig. 2: N 4754/T70L/8/2060fach: Stachel mit Haken
Fig. 3: N 4748/T70L/9/1960fach: Stachel mit Haken
Fig. 4: N 5897/T70L/7/4110fach: Stachelmanschette
Fig. 5: N 4740/T70L/1/9710fach: Stachelhaken
Fig. 6: N 4750/T70L/9/9860fach: abgebrochener Stachelhaken
Fig. 7: N 4751/T70L/9/4930fach: Stachelhaken

1 2 3 4 5 6 7

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 8

Stachel- und Kammeransatz

Junge Kammern von *Hastigerina pelagica* (Fig. 1) zeigen im Gegensatz zu älteren Kammern und zu anderen spinosen Arten sehr unregelmäßige Porenumrisse (Fig. 2). Erst das Dickenwachstum gleicht diese Unregelmäßigkeit aus. Stachel-Basen können in einem imperforaten Bereich angelegt werden (Fig. 2), d. h. der Stachelpunkt ist bereits in der Matrize der Primärmembran vorgezeichnet. Bei *Hastigerinella digitata* können die Stacheln aber auch direkt auf die perforate Gehäusewand aufsetzen (Fig. 4). Die neue Kammerwand stößt mehr oder weniger senkrecht auf die unterlagernden Kammern. Da sie unabhängig verkalkt, bleibt die diskordante Grenze (Fig. 3, 5) auch später erhalten. Dabei können Poren nur halb ausgebildet werden oder sich mit Poren der Unterlage überschneiden (Fig. 5). Die Matrizenwirkung der neuen Kammer reicht also genau bis an die Kammergrenze.

Attachment of spines and chambers

In new chambers of *Hastigerina pelagica* (fig. 1) pores have usually irregular outlines (fig. 2) that become smoothened through subsequent wall thickening (fig. 3). Spine bases are usually situated in imperforate patches predetermined by the template of the primary membrane (fig. 2). In *Hastigerinella digitata* they may also originate from normal perforate walls (fig. 4). Wall thickening does not round off the sharp corners between new and old chambers (fig. 5), indicating that this is controlled only by the new template to the very boundary. To this model also conforms the fact that some of the pores are dissected by the boundary and do not coalesce even if they happen to meet a pore of the earlier chamber.

Fig. 1: N 3376/T70L/8/ 10fach: *H. pelagica* — Übersicht
Fig. 2: N 3377/T70L/7/1040fach: *H. pelagica* — letzte Kammer
Fig. 3: N 3384/T70L/8/ 750fach: *H. pelagica* — letzte Kammer
Fig. 4: N 6236/T273 /1/ 715fach: *H. digitata* — zweitletzte Kammer
Fig. 5: N 6259/T428 /6/1440fach: *H. digitata* — zweit-/drittletzte Kammer
Fig. 6: N 6235/T273 /1/ 26fach: *H. digitata* — Übersicht

1 2 3 4 5 6

Hemleben, Chr.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 9

Kammeransatz

Im Vergleich zu *Hastigerina pelagica* oder *Hastigerinella rhumbleri* haben die übrigen spinosen Arten sehr viel mehr und dafür dünnere Stacheln. Der neuen Kammerwand bieten sich also viele Stützen, wenngleich ohne besondere Befestigungshaken. Alle vorhandenen Stacheln spießen durch (Fig. 2, 4) und werden, sobald die neue Kammer eine ausreichende Festigkeit erreicht hat, in deren Inneren resorbiert. Auch hier vollzieht sich die Kalzifikation jeder Kammerwand unabhängig von der anderen. Jüngste Kammern erhalten durch kleine Strebepfeiler (Fig. 8, Pfeil) anfänglich eine zusätzliche Stütze. Der Zwickel zwischen alter und neuer Kammer kann hier etwas ausgefüllt werden (Fig. 6: Kammer-Innenseite; Fig. 7: Kammer-Außenseite), so daß eine kalkige Verbindung zwischen Unterlager und neuer Kammer entsteht. Bei Gehäusen aus Bodenproben aber kommt die Kammergrenze durch Wegfall der organischen Haut wieder deutlich zum Vorschein (Fig. 9).

Chamber attachment

Spinose planktonics other than *Hastigerina pelagica* and *Hastigerinella digitata* have considerably more, but thinner spines, which give the new wall sufficient support without the need of additional prongs. Figs. 2 and 4 show how all spines initially pierce the new wall while they become resorbed inside the chamber as soon as the wall has grown rigid enough. Even though the boundary between chambers may be somewhat rounded off and reinforced by buttresses (fig. 6: inside chamber; fig. 7: outside chamber (fig. 8, arrow) it becomes clearly visible in core material free of the organic coating (fig. 9).

Fig. 1: N 5126/T271/4/ 130fach: *G. ruber* — Übersicht
Fig. 2: N 3311/T271/4/4500fach: *G. ruber* — letzte Kammer von innen gesehen
Fig. 3: N 2780/T419/2/ 50fach: *O. universa* — Übersicht
Fig. 4: N 2782/T419/2/ 480fach: *O. universa* — letzte/zweitletzte Kammer
Fig. 5: N 2844/T249/2/ 70fach: *G. aequilateralis* — Übersicht (Spiralseite)
Fig. 6: N 4202/T249/2/1845fach: *G. aequilateralis* — letzte/zweitletzte Kammer von innen gesehen
Fig. 7: N 4206/T249/2/1880fach: *G. aequilateralis* — letzte/zweitletzte Kammer von außen gesehen
Fig. 8: N 3033/T272/4/1980fach: *G. aequilateralis* — letzte/zweitletzte Kammer von innen gesehen
Fig. 9: N 3766/T216/12/1360fach: *G. conglobatus* — fossiles Exemplar, letzte Kammer von innen gesehen

1 2 3 4 5 6 7 8 9

Hemleben, Chr.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 10

Mündung

Außer durch die stutzenden Stacheln erhält die neue Kammer eine gewisse Versteifung durch den zurückgebogenen Mündungsrand, der durch eine breite Basis auf der unterlagernden Kammer verstrebt ist (Fig. 2—4). Der Rand ist stets unregelmäßig, als sei er abgerissen (Fig. 2—3). Je nachdem wie weit der Mündungsrand nach rückwärts umgeschlagen ist, entsteht bei weiterem Dickenwachstum eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Mündungslippe (Fig. 3—5). Dabei verhält sich der umgeschlagene Teil (Fig. 6—7) mehr wie eine Innenlamelle der bilamellaren Gehäusewand (siehe S. 98).

Apertural rim

The backfolded aperture rim with its broad flanges at the base reinforces the newly formed chamber in addition to the support by spines (fig. 2—4). Its margin always has an uneven outline, as if torn (fig. 2—3). Subsequent wall thickening transforms it into an apertural lip of varying width (fig. 3—5), depending on the width of the original brim, which acts like the inner rather than the outer lamellae unit of the bilamellid wall (fig. 6—7).

Fig. 1: N 3081/T269/ 6/ 210fach: *G. ruber* — Übersicht
Fig. 2: N 3091/T269/ 6/ 950fach: *G. ruber* — Mündungsansatz und Rand
Fig. 3: N 3055/T271/ 5/ 960fach: *G. ruber* — Mündungsansatz und Rand
Fig. 4: N 4841/T129/ 8/1300fach: *G. ruber* — Mündungsansatz und Rand
Fig. 5: N 5356/T415/ 4/1185fach: *G. sacculifer* — Sekundär-Mündung
Fig. 6: N 4198/T243/ 3/2020fach: *G. ruber* — Mündungsrand-Querschnitt
Fig. 7: N 5321/T426/18/1225fach: *G. sacculifer* — Mündungsrand-Querschnitt

1 2 3 4 5 6 7

Hemleben, Chr.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 11

Wandverdickung I

Die Oberflache junger Kammern erscheint, sofern nicht organische Membranen die Struktur verhullen (Fig. 1, 3—4), ubersät von kleinen Kalzitkristallen (Fig. 1—2). Erst bei fortschreitendem Dickenwachstum beginnt sich die Bienenwabenstruktur der Porentrichter durch kissenförmige Auflagen zwischen den Poren anzudeuten. Ihr Wachstum geht von den Ecken des Musters bzw. von den Stacheln aus (Fig. 3, 5—6). Erst später bilden sich die Stachelmanschetten.

Wall thickening, I

Unless smoothened by organic membranes the surface of newly formed chambers appears covered with small calcite crystals (fig. 1—4). As wall thickening proceeds little, humps form between the pores (fig. 3) as the initial stage of the final honeycomb structure (fig. 6).

Fig. 1: N 5100/T269/6/3500fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 2: N 6883/T269/6/5200fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 3: N 5095/T269/6/2950fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 4: N 6886/T269/6/5200fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 5: N 457/T129/4/ 250fach: *G. ruber* — Übersicht
Fig. 6: N 455/T129/4/1250fach: *G. ruber* — letzte/zweitletzte Kammer

1 2 3 4 5 6

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 12

Querbruche durch die Gehausewand

Die Primärmembran teilt die Gehäusewand in zwei Einheiten (bilamellar). Diese Membran, die bei jungen Kammern noch die Poren verschließt, wird oft anfänglich mit verkalkt (Tafel 13, Fig. 3) und dadurch im Querbruch besser sichtbar (Fig. 2—5). Die Wand selbst besteht aus rundlichen Körnern, die wahrscheinlich von einem Protein-Netzwerk umgeben sind. Die Kalkausscheidung vollzieht sich zunächst auf der Innen- und Außenseite der Primärmembran gleich schnell, so daß die Membran in der Mitte liegt (Fig. 2—3). Während jeder weiteren Kalzifikationsphase werden aber zusätzlich Kalklamellen von außen aufgelagert (Fig. 4), dagegen wird die Innenseite kaum merklich weiter verdickt (maximal wurden drei Lagen beobachtet). Jede Lamelle wird durch eine organische Membran versiegelt. In Dünnschliff-Aufnahmen erscheint zwar häufig die Spur dieser Membranen, aber nicht alle sichtbaren Linien müssen Membranen andeuten, sondern können auch durch Interferenz-Effekte hervorgerufen werden (Fig. 6). Bei fossilen Exemplaren (hier die stachellose Art *Globoquadrina conglomerata* aus einer Bodenprobe, Fig. 7—8), werden nach Auflösung der Zwischenmembranen die einzelnen Kalzifikations-Unterbrechungen deutlicher sichtbar.

Cross-sections

The primary membrane divides the wall into two lamellar-units (bilamellar). This membrane ist best seen at a stage in which it still spans across the pores, coated by a thin layer of calcite (fig. 3; compare pl., 13 fig. 3). In interpore areas calcite lamellae are first deposited at the same rate on the inside and outside surfaces, leaving the membrane as a divider of the bilamellar structure (fig. 2—3, 5). Later calcification, however, adds new lamellae only to the outside surface (fig. 4); the lamellae being separated by subordinate organic membranes, which are most clearly seen in bottom sample specimens (fig. 7—8). In early stages (fig. 2—3) a more granular structure prevails.

Fig. 1: N 4830/T129 / 6/ 150fach: *G. ruber* — Übersicht
Fig. 2: N 4832/T129 / 6/ 6670fach: *G. ruber* — Wand-Querbruch
Fig. 3: N 1456/T129 / 6/10400fach: *G. ruber* — Wand-Querbruch
Fig. 4: N 5233/T419 /14/ 5270fach: *G. aequilateralis* — letzte Kammer
Fig. 5: N 5136/T271 / 5/ 7100fach: *G. ruber* — Wand-Querbruch
Fig. 6: 900fach: *G. sacculifer* — Dünnschliff
Fig. 7: N 3464/T73L/ 3/ 950fach: *G. conglomerata* — Wand-Querbruch zweitletzte Kammer
Fig. 8: N 3465/T73L/ 3/ 950fach: *G. conglomerata* — Wand-Querbruch zweitletzte Kammer

2 3 1 4 5 6 7 8

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 13

Frühe Poren-Entwicklung

Bei jungen Kammern sind alle Poren noch von der Primärmembran verschlossen. Sie werden zur Mündung hin unregelmäßiger im Umriß und kleiner; die mündungsnahe Zone bleibt sogar imperforat entsprechend einem in der Primärmembran vorgegebenen Gradienten gegen den Mündungsrand (Fig. 1). Beim Aufreißen der Poren reagiert die Membran trotz beginnender Verkalkung noch elastisch (Fig. 2—4). In diesem Stadium künden sich neu entstehende Stacheln durch „haufenartige" Gebilde an (Fig. 5); von innen durchspießende Stacheln bekommen etwas später eine plattenartig gegliederte Kalkmanschette (Fig. 6).

Early pore stages

The pores are usually circular in outline. Towards the aperture they become more irregular and smaller and even disappear in the marginal zone (fig. 1), suggesting correspondence to a gradient in the template of the primary membrane. While the pores remain closed in the early stages (fig. 1 and 5) they soon tear open along contours that indicate a certain elasticity in spite of the incipient calcification (fig. 2—4). Irregular heaps mark the places where new spines are to be formed (fig. 5), while terraced basal-collars support old spines piercing the wall (fig. 6).

Fig. 1: N 1457/T129/ 8/ 1120fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 2: N 4879/T181/ 8/ 2860fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 3: N 4847/T129/10/12260fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 4: N 5099/T269/ 6/13110fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 5: N 4833/T129/ 6/ 6670fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer
Fig. 6: N 476/T129/ 1/ 6100fach: *G. ruber* — Oberfläche der letzten Kammer

1 2 3 4 5 6

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 14

Wandverdickung II

Das fortschreitende Dickenwachstum ist gut an einem Exemplar *(G. ruber)* zu beobachten, das seine Kammern in regelmäßigen und nicht zu kurzen Zeitabständen gebaut hat (Fig. 1—5). In der letzten Kammer (Fig. 2) sind die Poren z. T. noch geschlossen, die Stacheln noch ohne Manschetten, aber die Porentrichter deuten sich bereits an; die zweitletzte Kammer zeigt schon deutlichere Porentrichter (Fig. 4) und beginnende Stachelmanschetten. In der drittletzten Kammer (Fig. 5) treten die Plattenkristalle der Porentrichter bereits klar hervor. In der viertletzten Kammer (Fig. 3) verlieren die Plattenkristalle wieder an Deutlichkeit (Vorstufe zum Relief-Ausgleich entsprechend Tafel 16, Fig. 6). Fig. 7 zeigt eine letzte Kammer mit klarer definierten Plattenkristallen, die sich durch Kantenwachstum zu den Kalklamellen der Porentrichter zusammenschließen. Ihre Oberfläche trägt oft noch eine Hülle „weicher" organischer Substanz (Pfeil), die das vertikale Wachstum verhindert.

Wall thickening, II

Stages of subsequent wall thickening are readily observed in the illustrated specimen, which has formed its chambers at moderate speed and regular intervals (fig. 1). In the ultimate chamber (fig. 2) pores still remain closed and spines are without cuffs, while outlines of pore funnels are already visible. In the penultimate chamber (fig. 4) collars begin to form around the insertion points of the spines and funnels are more pronounced, though lacking the terraces prominent in the antepenultimate chamber (fig. 5). In the still earlier chamber (fig. 3; situated on the spiral side of the specimen) the terraces have become obscured again by the smoothening process shown in pl. 16, fig. 6. In the ultimate chamber (fig. 7) of another specimen (fig. 6) crystal boundaries coalescing into terraces are still distinct. An organic veneer indicated by soft contours (arrow) has probably inhibited the vertical growth of these crystals.

Fig. 1: N 4907/T181/ 8/ 165fach: *G. ruber* — Übersicht
Fig. 2: N 4908/T181/ 8/2460fach: *G. ruber* — letzte Kammer
Fig. 3: N 6871/T181/ 8/2700fach: *G. ruber* — viertletzte Kammer
Fig. 4: N 4909/T181/ 8/2460fach: *G. ruber* — zweitletzte Kammer
Fig. 5: N 4910/T181/ 8/2460fach: *G. ruber* — drittletzte Kammer
Fig. 6: N 5298/T426/17/ 230fach: *G. ruber* — Übersicht (Spiralseite)
Fig. 7: N 5299/T426/17/2700fach: *G. ruber* — letzte Kammer

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 15

Wandverdickung III (Kalzit-Kruste)

Das weitere Dickenwachstum ist besonders deutlich bei *Globigerinoides sacculifer* bzw. „*Sphaeroidinella dehiscens*". Steile Porentrichter, aus $\frac{1}{2}\,\mu$ dicken und rasch auskeilenden Kristallplatten aufgebaut, bilden das typische Porenmuster von *G. sacculifer* (Fig. 1—3). Nur bei wenigen Exemplaren dieser Art tritt auch noch die dritte Baustufe auf: Die Konturen der Oberfläche verlieren zunächst an Deutlichkeit, die Poren wachsen zu und die Stacheln verschwinden (Resorption oder Kappung?) (Fig. 5). Statt dessen wird das Oberflächenbild durch Rhomboeder-Kristalle (mit c-Achse senkrecht zur Wandoberfläche) bestimmt (Fig. 6), aus diesen bestehen auch die „Pseudostacheln", die sich wahrscheinlich aus den Rhomboedern durch schnelles Vertikal-Wachstum bilden. Beide Strukturen haben sich offenbar ohne die das Wachstum sonst kontrollierenden Membranen entwickelt.

Wall thickening, III (calcite crust)

The final stages of wall thickening are best represented in *G. sacculifer* and „*Sphaeroidinella dehiscens*". Normally pore funnels with steeply terraced sides are characteristic of the terminal stage in *G. sacculifer* (fig. 1—3). Only a few specimes proceed to the subsequent form of a calcite cortex as a 3rd stage in which contours are first softened (fig. 5), and spines removed (whether by resorption or truncation is not known), to become replaced by rhombohedric crystals (fig. 6) or densely crowded "pseudo-spines". Both structures, which may be stages of the same process, indicate that crystalline growth was no longer controlled by the covering membrane.

Fig. 1: N 1807/T406/ 2/ 130fach: *G. sacculifer* — Übersicht
Fig. 2: N 4570/T406/ 2/ 2890fach: *G. sacculifer* — letzte Kammer
Fig. 3: N 4578/T406/ 2/13700fach: *G. sacculifer* — letzte Kammer
Fig. 4: N 4093/T234/11/ 107fach: „*S. dehiscens*" — Übersicht
Fig. 5: N 4094/T234/11/ 1260fach: „*S. dehiscens*" — letzte Kammer
Fig. 6: N 4088/T234/11/ 1390fach: „*S. dehiscens*" — zweitletzte Kammer

1
2
3
4
5
6

HEMLEBEN, CHR.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen

Tafel 16

Wandverdickung IV

Während an der „Spitze" der letzten Kammer von „*Sphaeroidinella dehiscens*" noch Stachelreste und die Porenmuster von *Globigerinoides sacculifer* erscheinen (Fig. 2), sind die übrigen Teile des Gehäuses bereits mit zahlreichen Pseudostacheln besetzt (Fig. 3—4), die zu einer radial strukturierten Wand verwachsen. Wie die Poren werden auch die Mündungen langsam verschlossen. Schließlich versiegeln Membranen die ganze Oberfläche (Fig. 5) und verleihen dem Gehäuse wieder ein auffallend glattes, reliefloses Aussehen. Exemplare, bei denen die Ausbildung der Kalzit-Kruste unterbleibt, scheiden weiterhin Kalklamellen aus. Dadurch wird zwar ebenfalls das Relief langsam eingeebnet, doch bleiben die Oberflächen-Formen immer weich (Fig. 6) und weisen auch bei 20000facher Vergrößerung keine sichtbaren Kristalle auf.

Wall thickening, IV

While the top of the last chamber of "*Sphaeroidinella dehiscens*" still bears spine trunks and the distinctive pore pattern of *Globigerinoides sacculifer* (fig. 2), the rest of the test is already overgrown by dense pseudospines (fig. 3—4), which eventually fuse to form a solid radial wall structure. Pores as well as the aperture become gradually closed by the calcite crust, which is itself sealed and smoothened by membranes (fig. 5). Individuals that do not form a calcite crust continue to add new lamellae. Their surface, too, becomes gradually smoothened (fig. 6), but it retains some spines and does not show individual calcite crystals at any stage.

Fig. 1: N 4168/T134L/43/ 90fach: „*S. dehiscens*" — Übersicht
Fig. 2: N 4169/T134L/43/1040fach: „*S. dehiscens*" — Scheitel der letzten Kammer
Fig. 3: N 4175/T134L/43/1045fach: „*S. dehiscens*" — letzte Kammer, nahe Mündung
Fig. 4: N 4860/T134L/43/7920fach: „*S. dehiscens*" — Detail aus Figur 3
Fig. 5: N 6343/T234 / 4/ 140fach: „*S. dehiscens*" — Übersicht Spiralseite
Fig. 6: N 3049/T271 / 3/1010fach: *G. ruber* — Spiralkammer

1 2 3 4 5 6

Hemleben, Chr.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 17

Stacheln 1

Stachelpositionen geben sich bei jungen Kammern häufig als Aufladungsflecken zu erkennen (Fig. 1—3). Diese sind wahrscheinlich auf eine Konzentration organischer Stoffe zurückzuführen und erscheinen besonders deutlich auf Bildern der Wand-Innenseite. Auf der äußeren Oberfläche einer neuen Kammer deuten sich die Stacheln dagegen durch „haufenartige Gebilde" an (Taf. 13, Fig. 5). Im Wachstum begriffene Stacheln sind noch biegsam (d. h. wahrscheinlich nur der organische Teil der Stacheln), unabhängig davon, ob sie auf jungen (Fig. 4) oder älteren (Fig. 5) Kammern stehen. Das helle, weiche Aussehen aller Stacheln geht wohl zuruck auf eine organische Haut, die kalzitisch verstärkt sein kann (Fig. 8—9); Pfropfungen und „Durchwachsungen" treten nicht selten auf (Fig. 6—7).

Spines 1

Pictures of juvenile chambers often show dark charging points which are probably due to a concentration of organic material at the places of future spines (fig. 1—3). This phenomenon is particularly prominent in pictures taken from inside. On the outside surface of a new chamber future spines are herolded by irregular "heaps" (pl. 13, fig. 5). Spines remain flexible while they are growing, whether they are situated on new (fig. 4) or previous (fig. 5) chambers. Their bright and soft appearance is probably due to an organic cortex which may be reinforced by calcite (fig. 8—9). Pierced (fig. 6) and "grafted" (fig. 7) spines commonly occur.

Fig. 1: N 3026/T274/ 1/ 80fach: *G. conglobatus* — Übersicht Spiralseite
Fig. 2: N 3147/T274/ 1/ 1940fach: *G. conglobatus* — Innenansicht der letzten Kammer
Fig. 3: N 3022/T274/ 1/ 940fach: *G. conglobatus* — Innenansicht der letzten Kammer
Fig. 4: N 5359/T418/ 6/ 4370fach: *G. quinqueloba* — Stachel
Fig. 5: N 4849/T129/10/ 2600fach: *G. ruber* — Stachel
Fig. 6: N 2632/T415/ 2/ 6800fach: *G. sacculifer* — „durchwachsener" Stachel
Fig. 7: N 5946/T181/ 4/12120fach: *G. ruber* — „gepfropfter" Stachel
Fig. 8: N 1215/T121/ 4/11760fach: *G. conglobatus* — Stachelrinde
Fig. 9: N 4418/T402/ 2/ 5970fach: *G. bulloides* — Stachelhaut

1 2 3 4 5 6 7 8 9

Hemleben, Chr.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.

Tafel 18

Stacheln II

„Nicht wachsende" Stacheln, denen die organische Spitze fehlt (Fig. 1—3), enden meistens mit den typischen (10$\bar{1}$1) Flächen des Rhomboeders (Spaltflächen wären steiler angelegt). Besonders häufig bei dreiflügeligen Stacheln treten Längsstriemen auf (Fig. 4—5). Die weitaus meisten auf einer neuen Kammer entstehenden Stacheln haben im Gegensatz zu der auf Taf. 8, Fig. 4 dargestellten Stachelbasis ihre Basis an der Primärmembran und sind in keinem Fall mit der Wand verwachsen.

Spines II

Spines that have stopped growth and have no organic tip (fig. 1—3) usually terminate with rhombohedral crystal surfaces (10$\bar{1}$1), not steep enough to be cleavage surfaces. Spines with a strongly triradiate cross section often show longitudinal striations on their surfaces (fig. 4—5). The bases of most spines, unlike the situation shown in another species (pl. 8, fig. 4), reach the primary membrane (fig. 6) and their surfaces never fuse with the wall (fig. 7).

Fig. 1: N 1199/T 121 /2/6600fach: *G. conglobatus* — Stachelspitzen
Fig. 2: N 831/T 121 /1/7550fach: *G. conglobatus* — Stachelspitzen; schwarze Linien: Überschlag
Fig. 3: N 1212/T 121 /2/6200fach: *G. conglobatus* — Stachelspitzen
Fig. 4: N 4755/T 70 L/8/4660fach: *H. pelagica* — Stachelbruch
Fig. 5: N 4756/T 70 L/8/5175fach: *H. pelagica* — Stachel-„Striemung"
Fig. 6: N 5292/T 426 /9/1270fach: *G. ruber* — Wand-Querbruch
Fig. 7: N 5287/T 426 /9/6380fach: *G. ruber* — Wand-Querbruch mit Stachel

1 2 3 4 5 6 7

Hemleben, Chr.: Zur Morphogenese planktonischer Foraminiferen.